# Genetische und zytologische Untersuchungen an verschiedenen Sippen von Oenothera nutans Atkinson

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Düsseldorf

vorgelegt von
Otto Werner Wasmund
aus Kiel
1984

Berichterstatter: Prof. Dr. W. Stubbe
Prof. Dr. G. Michaelis

Inhaltsverzeichnis Seite


1. Einleitung und Problemstellung 1

2. Material und Methoden 4

2.1. Systematik und geographische Verbreitung von Oenothera nutans 4

2.2. Herkünfte der untersuchten Sippen 4

2.3. Zytologische Untersuchungen 7

2.4. Pollenuntersuchungen 7

2.5. Samenproben 7

2.6. Morphologische Phänotyp-Analysen 8

2.7. Kreuzungsgenetische Untersuchungen 8

2.8. Test auf Selbstinkompatibilität 9

2.9. Statistische Methoden 10

2.10. Anzucht der Pflanzen 10

3. Ergebnisse 11

3.1. Zytologische Untersuchungen an Diakinesestadien der Stammsippen 11

3.2. Pollenuntersuchungen 11

3.3. Samenproben 18

3.4. Die Unterscheidungsmerkmale der Sippen 20

3.5. Vergleichende morphologische Phänotyp-Analysen an Oenothera nutans- und Oenothera grandiflora-Sippen 38

3.6. Zytologische Untersuchungen an Kreuzungen 48

3.7. Kreuzungen zwischen Oenothera nutans-Sippen 51

3.8. Kreuzungen zur synthetischen Rekonstruktion von Oenothera nutans 57

3.9. Genetische Analyse der Haploidkomplexe 61

Seite


3.9.1. Kreuzungen mit $^{G}$albicans 62

3.9.1.1. Verhalten der Oenothera nutans-Komplexe in Verbindungen mit $^{G}$albicans 62

3.9.1.2. Die Kreuzungen $^{G}$albicans·Si-alpha-nutans x $^{G}$albicans.Si-alpha-nutans 70

3.9.2. Kreuzungen mit Oenothera purpurata 70

3.9.2.1. Verhalten der Oenothera nutans-Komplexe in Verbindungen mit $^{h}$purpurata 70

3.9.2.2. Vergleichende Merkmalsanalyse einiger Oenothera nutans-Komplexe in Verbindungen mit $^{h}$purpurata 81

3.9.3. Kreuzungen mit Oenothera hookeri, Oenothera villosa und verschiedenen Oenothera biennis-Sippen 87

4. Diskussion 89

4.1. Die morphologische Ähnlichkeitsanalyse der Oenothera nutans-Sippen und ihrer Haploidkomplexe 89

4.2. Die Analysen der Blütenfarbe sulfurea und einiger Anthozyanmerkmale 93

4.3. Pollenmorphologische Untersuchungen 96

4.4. Zytologisches Verhalten und Segmentanordnungen 99

4.5. Die Eliminierung der Homozygoten 101

4.5.1. Die Eliminierung der alpha·alpha-Homozygoten 102

4.5.2. Die Eliminierung der beta·beta-Homozygoten 103

4.5.3. Evolution der Homozygoteneliminierung 105

4.6. Die phylogenetische Ableitung von Oenothera nutans 107

5. Zusammenfassung 112

6. Literaturverzeichnis 114

## 1. Einleitung und Problemstellung

Innerhalb der genetisch und systematisch gut charakterisierten Gattung Oenothera Subsektion Euoenothera nimmt die Art Oenothera nutans Atkinson (syn. Oenothera biennis-3 Cleland) bezüglich unserer Kenntnisse ihrer Phylogenie eine unsichere Stellung ein. Der bisher angenommene und von Cleland (1972; Cleland et al. 1950) postulierte Weg der Entstehung als Bastard aus Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2 muß aufgrund neuer zytogenetischer Erkenntnisse, die an anderen Gruppen der Gattung Oenothera gewonnen wurden (Stubbe 1980), neu überprüft werden.

Nach Cleland (1972) ist Oenothera nutans komplexheterozygotisch und besitzt zwei B-Komplexe (zur Terminologie der Komplexbezeichnungen vgl. Stubbe 1959). Insofern stellt sie einen Parallelfall zu Oenothera villosa Thunberg (syn. Oenothera strigosa Rydberg) dar, die eine Komplexheterozygote mit zwei A-Komplexen ist. Während Oenothera villosa eindeutig heterogam ist (Cleland et al. 1950; Drillisch 1975), kann man bisher bei Oenothera nutans über Gamieverhältnisse keine sicheren Aussagen machen, da experimentelle Untersuchungen weitgehend fehlen. Theoretisch ergeben sich die Gamieverhältnisse aus der hypothetischen phylogenetischen Ableitung der Sippe durch Cleland (1972).

Oenothera nutans soll entstanden sein durch Bastardierung von Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2, beides komplexheterozygotische Arten mit dem Grundgenotyp AB. Diese beiden Arten unterscheiden sich dadurch, daß bei Oenothera biennis-1 der B-Komplex alpha- bzw. Eizellenkomplex und der A-Komplex beta- bzw. Pollenkomplex ist (Terminologie nach Cleland 1972). Bei Oenothera biennis-2 liegen die Verhältnisse umgekehrt, dort ist der B-Komplex beta-Komplex und der A-Komplex alpha-Komplex. Die Heterogamie der beiden Arten ist meist unvollkommen. Dies äußert sich darin, daß in Kreuzungen bei Oenothera biennis-1 im Pollen oft sowohl der A- wie auch der B-Komplex aktiv sind (Steiner 1964, Stubbe pers. Mitt.). Wird Oenothera biennis-1 selbstbestäubt, so keimt der B-Pollen wegen eines Selbstinkompatibilitätsgens nicht. Dadurch wird die Realisierung der BB-Homozygoten verhindert. AA-Homozygoten entstehen in der Regel deshalb nicht, weil durch Gonenkonkurrenz nur Embryosäcke

vom B-Typ produziert werden. Selten entstehende A-Typ-Embryosäcke führen zu AA-Homozygoten, die aber wenig vital sind, weil Oenothera biennis-1 Plastom III besitzt und die Kombination AA-III in der Jugend bleich (virescens; Stubbe 1959) ist.

Oenothera biennis-2 produziert entweder nur A-Embryosäcke oder A- und B-Embryosäcke, wie z. B. Oenothera suaveolens und Oenothera biennis Sippe München (Stubbe 1953; Raven, Dietrich, Stubbe 1979). Der A-Komplex ist hier jedoch mit einem Pollenletalfaktor behaftet und liefert tauben Pollen, was zur Folge hat, daß die AA-Homozygoten nicht entstehen. Die gelegentlich entstehenden BB-Homozygoten haben Plastom II und sind im Keimlingsstadium wegen Plastom-Genom-Inkompatibilität (lutescens; Stubbe 1959) wenig vital.

Oenothera nutans könnte theoretisch immer dann als lebensfähiger Bastard entstehen, wenn Oenothera biennis-1 mütterlicher Elter ist und Oenothera biennis-2 Vater. Der Bastard wäre eine Komplexheterozygote, wenn die chromosomale Segmentanordnung der Elternkomplexe so ist, daß ein 14er-Ring entstehen kann.

Wesentliche Stütze dieser Hypothese Clelands ist die Verbreitung von Oenothera nutans im Überschneidungsgebiet der Areale von Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2. Ein weiteres Argument sah Cleland in der Tatsache, daß bei geprüften chromosomalen Segmentanordnungen ein großes Maß an Übereinstimmung zwischen den beta-Komplexen der Oenothera biennis-2 Sippen und den beta-Komplexen der Oenothera nutans Sippen besteht. In den von Cleland und Mitarbeitern (Cleland et al. 1950; Preer 1950; Cleland 1972) durchgeführten Hybridisierungsexperimenten zur experimentellen synthetischen Rekonstruktion der Oenothera nutans traten nur Hybriden mit 10er-Ring, 2 x 6er-Ring oder 8er-Ring und entsprechenden Bivalenten auf. Die umfangreichen zytogenetischen Untersuchungen an biennis-1- und biennis-2-Sippen von Cleland (Übersicht 1972) zeigen zwar, daß die theoretische Möglichkeit der Bildung eines 14er-Ringes durch einen einfachen Hybridisierungsschritt besteht, aufgrund der ausgeprägten Autogamie und der räumlichen Isolation der Einzelpopulationen die Realisierbarkeit in der Natur jedoch relativ unwahrscheinlich ist, zumindest als sehr selten möglich angesehen wird (Cleland 1972).

Im Verlauf unserer Arbeiten an anderen analysierten Arten der Sektion Oenothera zeigte sich, daß es neben dem bisher angenommenen Weg der reinen Artkreuzung (Renner 1946, Cleland 1972) zur Entstehung komplexheterozygotischer Arten eine zweite Möglichkeit geben muß (Stubbe 1980). Untersuchungen an nicht komplexheterozygotischen Oenothera-Arten haben gezeigt, daß sich reziproke Translokationen in Populationen anreichern können, was zu größeren Diakineseringen und damit zu einer Strukturheterozygotie führt, ohne daß es gleichzeitig zu einer stärkeren genischen Differenzierung kommt. Beispiele sind die selbstinkompatiblen Arten Oenothera grandiflora, Oenothera maysillesii und Oenothera organensis (Stubbe 1980). Besonders ausgeprägt ist dies auch bei Oenothera hookeri Torr & Gray ssp. wolfii Munz. Die Art hat sich durch Auftreten balancierter Letalfaktoren zu einer permanenten Strukturheterozygoten differenziert. Wie erst kürzlich gezeigt werden konnte (Wasmund 1980) besitzt diese, sich von der polymorphen hookeri-Gruppe phänotypisch nur wenig absetzende Art einen 14er-Ring, verhält sich in Kreuzungen allerdings wie eine homozygotische Art, deren Nachkommen aus reziproken Kreuzungen phänotypisch identisch sind (Stubbe & Wasmund unveröff.). Offensichtlich hat hier eine Differenzierung zur permanenten Strukturheterozygotie stattgefunden, indem Letalfaktoren eine Stabilisierung der Strukturheterozygotie bewirken.

Diese und weitere Befunde werfen die Frage auf, ob entgegen der These von Cleland oder zumindest parallel dazu, eine ähnliche phylogenetische Entwicklung für Oenothera nutans angenommen werden kann. Aufschluß hierüber kann nur eine eingehende Analyse von Oenothera nutans-Sippen bringen. Diese besteht in zytologischen Untersuchungen der Meiosestadien an Sippen von natürlichen Standorten, die Aufschluß über die Diakinesekonfigurationen geben; ferner in einer Analyse der Gamieverhältnisse, sofern sich eine strukturelle Heterozygotie bei den Sippen bestätigen läßt und in einer Klärung der Mechanismen der Homozygoteneliminierung, wenn innerhalb der Sippen keine strukturhomozygotischen Typen auftreten. Eine morphologische Analyse der Sippen und ihrer Haploidkomplexe kann darüber hinaus Aufschluß über Ähnlichkeiten der Sippen und der einzelnen Komplexe geben.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Systematik und geographische Verbreitung von Oenothera nutans

Oenothera nutans Atkinson (Dietrich pers. Mitt.) syn. Oenothera austromontana (Raven, Dietrich, Stubbe 1979) syn. Oenothera biennis L. ssp. austromontana Munz syn. Oenothera biennis-3 Cleland gehört zur Subsektion Euoenothera (Dietrich 1978) der Sektion Oenothera der Gattung Oenothera (Stubbe, Raven 1979a). Auf höherer taxonomischer Ebene ist die Gattung Oenothera der Tribus Onagreae innerhalb der Familie der Onagraceae (Ordnung Myrtales) zuzuordnen (Munz 1949, 1965; Raven 1964).

Die Verbreitung der Art beschränkte sich nach bisherigen Kenntnissen auf das Gebiet der Appalachen in Höhenlagen von 650 bis 1700 m. Die nördlichste Sippe ist im Staat New York zu finden, südlich erstreckt sich das Verbreitungsgebiet bis North Carolina. Nach neuesten umfangreichen Untersuchungen an Herbarmaterial (Dietrich, Wagner unveröff.) dehnt sich das Verbreitungsgebiet sehr viel weiter aus als bisher angenommen und überschneidet sich in weiten Bereichen mit dem Vorkommen von Oenothera grandiflora L'Her. (Abb. 1).

### 2.2. Herkünfte der untersuchten Sippen

Die Herkünfte der untersuchten Sippen sind in Tabelle 1 zusammengestellt.[1)] Die Benennung der Sippen erfolgt nach dem jeweiligen Herkunftsort, stammen mehrere Sippen aus dem gleichen Gebiet oder eng benachbarten Populationen, so sind sie zusätzlich numeriert.

---

1) Wir danken Prof. P. H. Raven, auf dessen Veranlassung der größte Teil des Saatguts am natürlichen Standort gesammelt wurde.

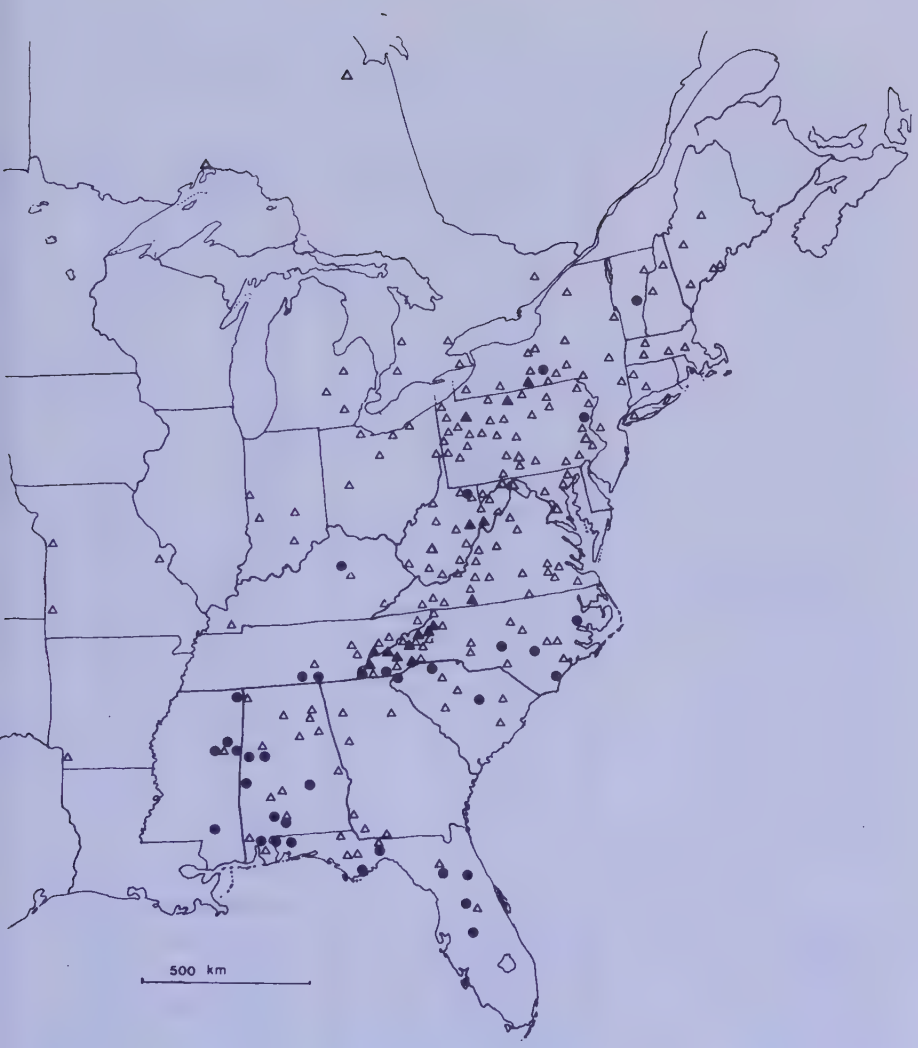


Abb. 1: Verbreitung von Oenothera nutans und Oenothera grandiflora (nach Dietrich & Wagner unver.)

● Oenothera grandiflora-Sippen
△ Oenothera nutans-Sippen
▲ analysierte Oenothera nutans-Sippen

Tab. 1: Herkünfte der untersuchten Sippen

| Nr. | Sippe | Anbau-Nr. | County | Staat | Sammler | Datum |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Oenothera nutans-Sippen | | | | | |
| 01 | Horseheads 2 | -51 | Chemung Co | NY | Cleland | 72 |
| 02 | Coudersport 1 | -67 | Potter Co | PE | Cleland | 72 |
| 03 | Marienville 3 | -66 | Forrest Co | PE | Cleland | 58 |
| 04 | Wymer | -74 | Randolph Co | WV | Rossbach | 10/78 |
| 05 | Laurel Fork | -76 | Randolph Co | WV | Rossbach | 10/78 |
| 06 | Elkins 1 | -71 | Randolph Co | WV | Rossbach | 10/78 |
| 07 | Elkins 2 | -72 | Randolph Co | WV | Evans | 10/78 |
| 08 | Whitmer 1 | -73 | Randolph Co | WV | Evans | 10/78 |
| 09 | Whitmer 2 | -77 | Randolph Co | WV | Evans | 10/78 |
| 10 | Dolly Sods | -75 | Randolph Co | WV | Evans | 10/78 |
| 11 | Seneca Creek | -70 | Pendelton Co | WV | Rossbach | 10/78 |
| 12 | Pipers Gap | -69 | Carol Co | VI | Bell | 10/78 |
| 13 | Boone 1/1 | -60 | Watauga Co | NC | Bell | 9/78 |
| 14 | Boone 1/3 | -62 | Watauga Co | NC | Bell | 9/78 |
| 15 | Boone 1/5 | -63 | Watauga Co | NC | Bell | 9/78 |
| 16 | Boone 2 | -64 | Watauga Co | NC | Morron | 9/78 |
| 17 | Boone 3 | -65 | Watauga Co | NC | Morron | 9/78 |
| 18 | Boone 4 | -61 | Watauga Co | NC | Morron | 9/78 |
| 19 | Grandfather Mtn 1 | -78 | Avery Co | NC | Stubbe | 8/80 |
| 20 | Grandfather Mtn 2 | -79 | Avery Co | NC | Stubbe | 8/80 |
| 21 | Bear Den Overlook | -80 | Avery Co | NC | Stubbe | 8/80 |
| 22 | Mitchell | -52 | Yancey Co | NC | Cleland | 72 |
| 23 | Deer Lick Gap | -81 | Yancey Co | NC | Stubbe | 8/80 |
| 24 | Mt Pisah | -53 | Buncombe Co | NC | Hardin | 10/78 |
| 25 | Wagon Road Gap | -54 | Haywood Co | NC | Hardin | 10/78 |
| 26 | Maggies Valley | -82 | Haywood Co | NC | Stubbe | 8/80 |
| 27 | Great Smokey Mts 1 | -68 | Sevier Co | TE | Solomon | 9/78 |
| 28 | Klingmans Dome | -83 | Swain Co | NC | Stubbe | 8/80 |
| 29 | Great Smokey Mts 2 | -59 | Swain Co | NC | Solomon | 9/78 |
| 30 | Highlands 1 | -56 | Macon Co | NC | Hardin | 9/78 |
| 31 | Highlands 2 | -58 | Macon Co | NC | Hardin | 9/78 |
| | Oenothera grandiflora-Sippen | | | | | |
| 32 | Seabury Creek 2 | 801 | Baldwin Co | AL | Biebel | 10/62 |
| 33 | Bellamy | 802 | Sumter Co | AL | Jones | 8/74 |
| 34 | Stockton 1 | 803 | Baldwin Co | AL | Biebel | 10/62 |
| 35 | Seabury Creek 1 | 804 | Baldwin Co | AL | Biebel | 10/62 |
| 36 | Brewton 1 | 805 | Escambia Co | AL | Steiner | 9/81 |
| 37 | Florida | 806 | Santa Rosa CO | FL | Godfrey | 10/78 |
| 38 | Monteagle | 807 | Marion Co | TE | Kral | 9/79 |

## 2.3. Zytologische Untersuchungen

Zytologische Untersuchungen bringen Informationen über die Diakinesekonfigurationen. Hierzu werden Knospen in entsprechenden Reifestadien nach Entfernen der Kelchblätter in Alkohol-Eisessig-Gemisch (3 : 1) fixiert, nachfolgend mit Karminessigsäure gefärbt und als Quetschpräparat untersucht.

## 2.4. Pollenuntersuchungen

Antheren von Pflanzen in optimalem Wachstum werden in 70 % Ethanol fixiert und die Pollenkörner nach Alexander (1969) angefärbt. Die Methode erlaubt es, taube von potentiell vitalen Pollenkörnern leicht zu unterscheiden. Von den triporaten, potentiell vitalen Pollenkörnern werden Stichproben genommen und der Abstand zweier benachbarter Keimporen vermessen. Die standardisierten, auf 100 % bezogenen Meßwerte werden graphisch aufgetragen und lassen einen Größenvergleich der Pollenkörner der verschiedenen Sippen zu.

## 2.5. Samenproben

Hinweise über Gamieverhältnisse im weiblichen Geschlecht erhält man bei komplexheterozygotischen Sippen anhand von Samenproben. Werden beide Komplexe durch die Eizelle vererbt, so besteht die Möglichkeit des Auftretens von Homozygoten. Findet man diese bei Selbstung der Sippen nicht, so könnten sporophytische Letalfaktoren wirksam geworden sein. Dies äußert sich, sofern beide Komplexe in der Eizelle gleiche Chancen der Realisierung haben darin, daß ca. 50 % der Samen taub sind.

Der Anteil der tauben Samen wird ermittelt, indem von geselbsteten Pflanzen Samen durch Quetschen daraufhin getestet werden, ob sie einen Embryo enthalten.

## 2.6. Morphologische Phänotyp-Analysen

Der Vergleich der Sippen im Feld zeigt bezüglich einer Reihe von konstanten, genetisch fixierten morphologischen Merkmalen signifikante Unterschiede, die eine phänotypische Identifizierung und Unterscheidung zulassen. Es wurden ca. 80 Differentialmerkmale ausgewählt, die sich im Laufe der Untersuchungen als relevant für die Unterscheidung der Sippen und der Haploidkomplexe herausstellten.

Zur Auswertung gelangen: Behaarungsmerkmale, Formmerkmale, Größenmerkmale und Färbungsmerkmale. Die Merkmalsausprägungen in diesen vier Merkmalsgruppen werden an verschiedenen Organen der Pflanzen ermittelt. Vergleichende Untersuchungen, die sich auf die morphologische Phänotypen-Analyse stützen, werden unter Zuhilfenahme multivariater statistischer Verfahren durchgeführt. Dies setzt eine weitgehend quantitative Beschreibung der untersuchten Merkmale voraus. Die in der klassischen Typbeschreibung verwendete Nomenklatur muß hierzu sinnvoll in eine den mathematischen Verfahren zugängliche, digitale Form überführt werden (Leuschner 1974, Sneath & Sokal 1973). Die Merkmale werden, soweit möglich, durch Messungen ihrer Ausprägung unter Berücksichtigung univariater Statistiken direkt quantitativ erfaßt, (Größenmerkmale), durch Quotientenbildung (Formmerkmale) oder durch Zählung bzw. Schätzung von Deckungen, Ausdehnung und Intensität (Behaarungsmerkmale, Färbungsmerkmale) quantifiziert.

## 2.7. Kreuzungsgenetische Untersuchungen

Die Analyse der Haploidkomplexe, die bei Komplexheterozygoten die eigentlichen Merkmalsträger sind, erlaubt in Verbindung mit den Untersuchungen an den Stammsippen, Aussagen über Lokalisation und Vererbung ausgewählter Merkmale zu machen. Da die meisten Genkomplexe wegen der Anwesenheit von Letalfaktoren homozygotisch nicht lebensfähig sind, werden dazu die Haploidkomplexe mit geeigneten, in ihrem genetischen Verhalten gut bekannten, Kreuzungs-

partnern kombiniert. Ein Vergleich erfolgt in Kombination mit anderen Genkomplexen. Zur Auswertung gelangt die $F_1$. Diese auf Renner (1917 a,b) zurückgehende Komplexanalyse erlaubt es, Aussagen über die Präsenz von dominant oder intermediär vererbten Merkmalen in den Haploidkomplexen zu machen und auf dieser Ebene die Haploidkomplexe vergleichend zu betrachten. Rezessive Allele von Genen sind nur dann erfaßbar, wenn im entsprechend kombinierten Partnerkomplex gleichfalls ein rezessives Allel vorhanden ist oder wenn durch selten vorkommende Crossing-over-Ereignisse bei Selbstung der Stammsippen Typen mit rezessiven Allelen abspalten. Von besonderem Interesse sind bei der Analyse die Faktoren, die die Konstanz der Strukturheterozygotie gewährleisten. Diese kann nur dann aufrechterhalten werden, wenn die bei Selbstung zu erwartenden Homozygoten durch ein System balancierter Letalfaktoren eliminiert werden.

## 2.8. Test auf Selbstinkompatibilität

Ob in Oenothera nutans Sippen Si-Faktoren vorkommen, kann getestet werden, indem Kreuzungen mit einem reinen Eizellenkomplex gemacht werden. Hier bietet sich der in seinem genetischen Verhalten gut bekannte albicans-Komplex der Oenothera suaveolens Sippe Grado an (Stubbe 1953). Aus praktischen Gründen verwendet man einen komplexheterozygotischen Bastard, bei dem albicans Grado als Eizellenkomplex mit einem reinen Pollenkomplex verbunden ist, wie z. B. in der Kombination $^{G}$albicans·undans oder $^{G}$albicans·percurvans. Dieser Bastard als Mutter wird mit Pollen von Oenothera nutans bestäubt. Vorausgesetzt, daß nicht einer der beiden Komplexe von Oenothera nutans einen Pollenletalfaktor besitzt, erhalten wir eine zweiförmige Nachkommenschaft: $^{G}$albicans·alpha-nutans und $^{G}$albicans·beta-nutans. Selbstet man diese Bastarde, so erhält man keinen Samenansatz, sofern der Oenothera nutans-Komplex einen Si-Faktor hat. Voraussetzung ist, daß der synthetische Bastard komplexheterozygotisch ist und der Si-Faktor auch während der Meiose komplexgebunden bleibt.

In vitro können diese Si-Tests nachvollzogen werden, indem Narben einer Blüte mit Pollen derselben Blüte belegt werden und nach einigen Stunden das Wachstum des Pollenschlauchs im Griffelgewebe anhand eines Quetschpräparates und Anfärben mit Jod-Jodkalium oder Lactophenol-Anilinblau-Färbung verfolgt wird.

Die Identität eventuell vorhandener Si-Faktoren wurde in einigen Fällen durch Kreuzung verschiedener synthetischer $^{G}$albicans·Si-alpha-nutans-Sippen getestet.

## 2.9. Statistische Methoden

Die quantitativen Ergebnisse werden nach der Stichprobentheorie behandelt. Zur Interpretation der vergleichenden Untersuchungen, die sich auf die morphologischen Analysen stützen, werden multivariate Statistiken mit herangezogen. Die erforderlichen Rechnungen werden an der EDVA TR 445 des Rechenzentrums der Universität Düsseldorf durchgeführt. Eingesetzt werden die Programmsysteme CLUSTAN (Wishart 1978) und BMDP 80 (Dixon, 1981; Bollinger et al., 1983).

## 2.10. Anzucht der Pflanzen

Um unerwünschte modifikative Einflüsse auf den Phänotyp der Pflanzen weitgehend auszuschalten, werden diese unter möglichst einheitlichen Bedingungen herangezogen. Die Aufzucht der Pflanzen erfolgt einjährig. Die Samen werden ab Mitte Februar bis Anfang März in Rollrandgläschen auf feuchtem Filterpapier ausgelegt und zur Keimung gebracht. Die gekeimten Sämlinge werden im Gewächshaus in Schalen mit Torfkultursubstrat TKS 1 pikiert und nach Abhärtung im Frühbeetkasten Anfang Mai im Freiland ausgepflanzt. Vergleichende Untersuchungen an Freilandpflanzen werden bei den modifikativ beeinflußbaren Merkmalen nur an Pflanzen aus derselben Vegetationsperiode vorgenommen.

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Zytologische Untersuchungen an Diakinesestadien der Stammsippen

Die Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen an Diakinesestadien der Stammsippen sind in Tab. 2 zusammengestellt. Die Untersuchungen zeigen, daß die Sippen am natürlichen Standort strukturheterozygotisch sind, d. h. große Ringe in der Diakinese haben. Die Sippen Boone 3, Great Sm Mts 1 und Bear Den Overlook weisen Konfigurationen mit einem 12er-Ring und einem Paar auf, die anderen Sippen haben bei allen untersuchten Pflanzen 14er-Ringe.

Bei Untersuchungen an Aufzuchten aus geselbsteten Pflanzen zeigt sich in der Regel keine Segregation. Die zytologischen Untersuchungen, die an mehreren Pflanzen pro Sippe vorgenommen wurden, bringen dieselben Ergebnisse, wie die Untersuchungen an Aufzuchten aus Saatgut vom natürlichen Standort. Die Sippe Boone 1/1 spaltet gelegentlich konstante zwergwüchsige Pflanzen ab, die jedoch auch strukturheterozygotisch sind. Die Sippe Dolly Sods spaltet eine strukturheterozygotische rotbraun gefärbte Variante ab. In keinem der untersuchten Fälle wurde Abspaltung von homozygotischen Pflanzen beobachtet. Dies zeigt, daß ein perfekter Mechanismus der Homozygoteneliminierung existieren muß, dessen Funktion durch kreuzungsgenetische Experimente aufgeklärt wird.

### 3.2. Pollenuntersuchungen

Pollenuntersuchungen lassen in der Regel Aussagen darüber zu, ob eventuell gametophytische Letalfaktoren bei der Homozygoteneliminierung mitwirken. Ist ein Komplex mit einem Pollenletalfaktor behaftet, so zeigt sich dies darin, daß 50 % der Pollenkörner taub sind oder zumindest nicht keimen. Berücksichtigt man darüber hinaus, daß bei komplexheterozygotischen Oenothera-Arten immer ein relativ hoher Prozentsatz tauber Pollen durch

Tab. 2: Diakinesekonfigurationen bei Einzelpflanzen aus Samen vom natürlichen Standort; kult = Pflanzen aus in Kultur erzeugtem Saatgut

| Nr. | Sippe | Anbau-Nr. | Konfiguration |
|---|---|---|---|
| 01 | Horseheads 2 | 251 | 14 (kult) |
| 02 | Coudersport 1 | 267 | 14 (kult) |
| 03 | Marienville 3 | 266 | 14 (kult) |
| 04 | Wymer | 274 | 14 |
| 05 | Laurel Fork | 276 | 14 |
| 06 | Elkins 1 | 271 | 14 |
| 07 | Elkins 2 | 272 | 14 |
| 08 | Whitmer 1 | 273 | 14 |
| 09 | Whitmer 2 | 277 | 14 |
| 10 | Dolly Sods | 275 | 14 |
| 11 | Seneca Creek | 270 | 14 |
| 12 | Pipers Gap | 269 | 14 |
| 13 | Boone 1/1 | 260 | 14 |
| 14 | Boone 1/3 | 262 | 14 |
| 15 | Boone 1/5 | 263 | 14 |
| 16 | Boone 2 | 264 | 14 |
| 17 | Boone 3 | 265 | 12,2 |
| 18 | Boone 4 | 261 | 14 |
| 19 | Grandfather Mtn 1 | 478 | 14 |
| 20 | Grandfather Mtn 2 | 479 | 14 |
| 21 | Bear Den Overlook | 480 | 12,2 |
| 22 | Mitchell | 252 | 14 (kult) |
| 23 | Deer Lick Gap | 481 | 14 |
| 24 | Mt Pisgah | 253 | 14 |
| 25 | Wagon Road Gap | 254 | 14 |
| 26 | Maggies Valley | 482 | 14 |
| 27 | Great Smokey Mts 1 | 268 | 12,2 |
| 28 | Klingmans Dome | 483 | 14 |
| 29 | Great Smokey Mts 2 | 259 | 14 |
| 30 | Highlands 1 | 256 | 14 |
| 31 | Highlands 2 | 258 | 14 |

Tab. 3: Pollenzählungen
Vergleich fertiler zu steriler Pollenkörner pro Sippe

| Nr. | Sippe | gesamt | fertile Körner | sterile Körner | fertile Körner in % | sterile in % | Sigma |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 01 | Horseheads 2 | 206 | 150 | 56 | 73 | 27 | 6 |
| 02 | Coudersport 1 | 197 | 103 | 94 | 52 | 48 | 7 |
| 03 | Marienville 3 | 231 | 114 | 117 | 49 | 51 | 6 |
| 04 | Wymer | 240 | 125 | 115 | 52 | 48 | 6 |
| 05 | Laurel Fork | 337 | 121 | 116 | 51 | 49 | 6 |
| 06 | Elkins 1 | 206 | 155 | 51 | 75 | 25 | 6 |
| 07 | Elkins 2 | 225 | 160 | 65 | 71 | 29 | 6 |
| 08 | Whitmer 1 | 330 | 195 | 135 | 59 | 41 | 5 |
| 09 | Whitmer 2 | 182 | 111 | 71 | 61 | 39 | 7 |
| 10 | Dolly Sods | 180 | 122 | 58 | 68 | 32 | 7 |
| 11 | Seneca Creek | 215 | 138 | 77 | 64 | 36 | 6 |
| 12 | Pipers Gap | 211 | 165 | 46 | 78 | 22 | 6 |
| 13 | Boone 1/1 | 227 | 158 | 69 | 70 | 30 | 6 |
| 14 | Boone 1/3 | 211 | 123 | 86 | 59 | 41 | 7 |
| 15 | Boone 1/5 | 203 | 130 | 73 | 64 | 36 | 7 |
| 16 | Boone 2 | 246 | 141 | 105 | 57 | 43 | 6 |
| 17 | Boone 3 | 211 | 128 | 83 | 61 | 39 | 7 |
| 18 | Boone 4 | 232 | 152 | 80 | 66 | 34 | 6 |
| 19 | Grandfather Mtn 1 | 174 | 101 | 73 | 58 | 42 | 7 |
| 20 | Grandfather Mtn 2 | 204 | 145 | 59 | 71 | 29 | 6 |
| 21 | Bear Den Overlook | 206 | 138 | 68 | 67 | 33 | 6 |
| 22 | Mitchell | 248 | 201 | 47 | 81 | 19 | 5 |
| 23 | Deer Lick Gap | 213 | 151 | 62 | 71 | 29 | 6 |
| 24 | Mt Pisgah | 182 | 124 | 58 | 68 | 32 | 7 |
| 25 | Wagon Road Gap | 183 | 132 | 51 | 72 | 28 | 6 |
| 26 | Maggies Valley | 159 | 107 | 52 | 67 | 33 | 7 |
| 27 | Great Smokey Mts 1 | 274 | 132 | 142 | 48 | 52 | 6 |
| 28 | Klingmans Dome | 198 | 121 | 77 | 61 | 39 | 7 |
| 29 | Great Smokey Mts 2 | 189 | 159 | 30 | 84 | 16 | 5 |
| 30 | Highlands 1 | 219 | 176 | 43 | 80 | 20 | 5 |
| 31 | Highlands 2 | 220 | 136 | 84 | 62 | 38 | 6 |

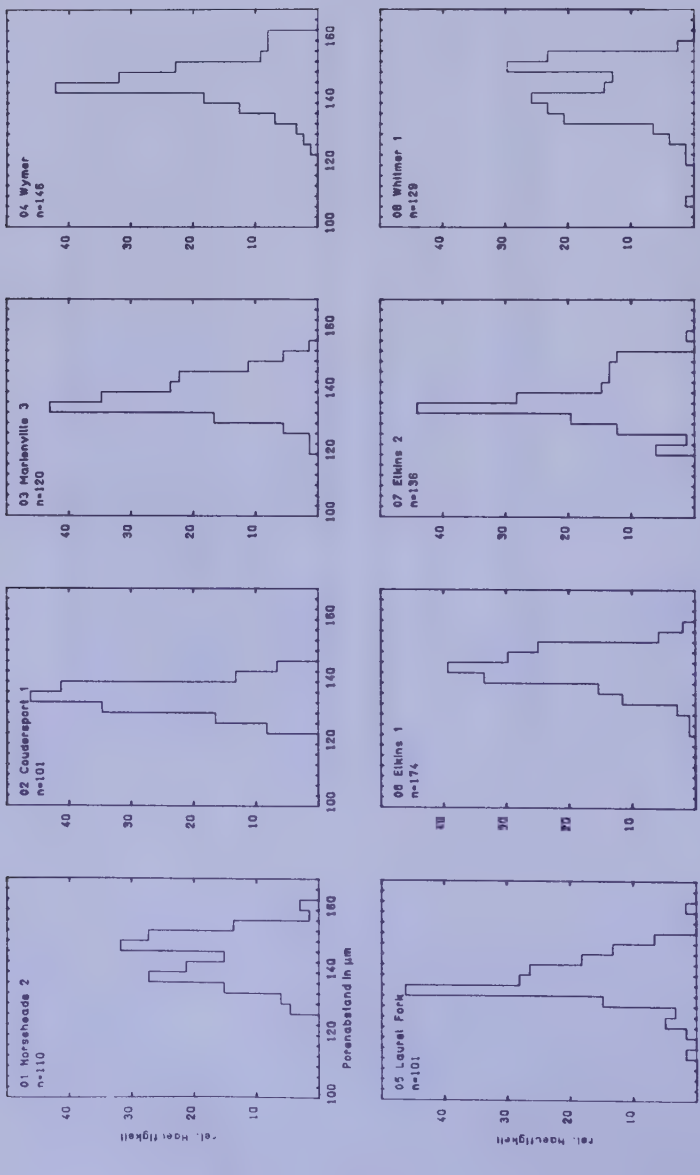


Abb. 2: Größenmessungen an fertilen Pollenkörnern von Oenothera nutans-Sippen
n: Anzahl der vermessenen Pollenkörner

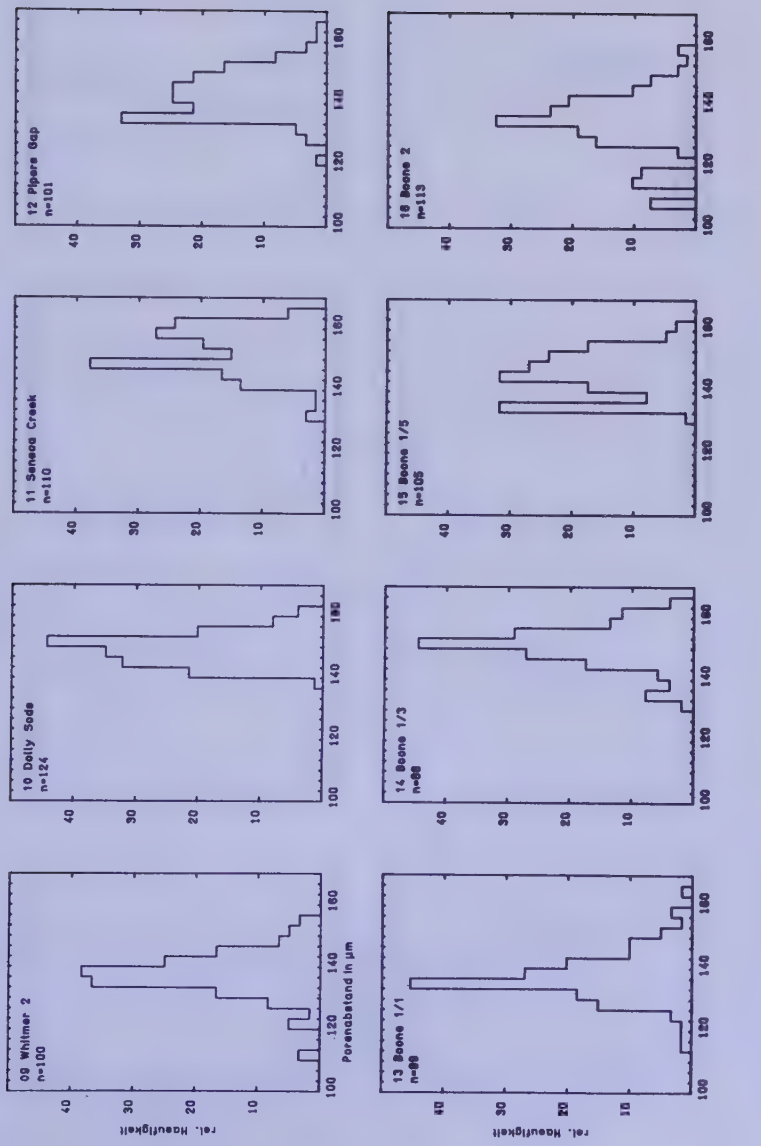


Abb. 2: Fortsetzung

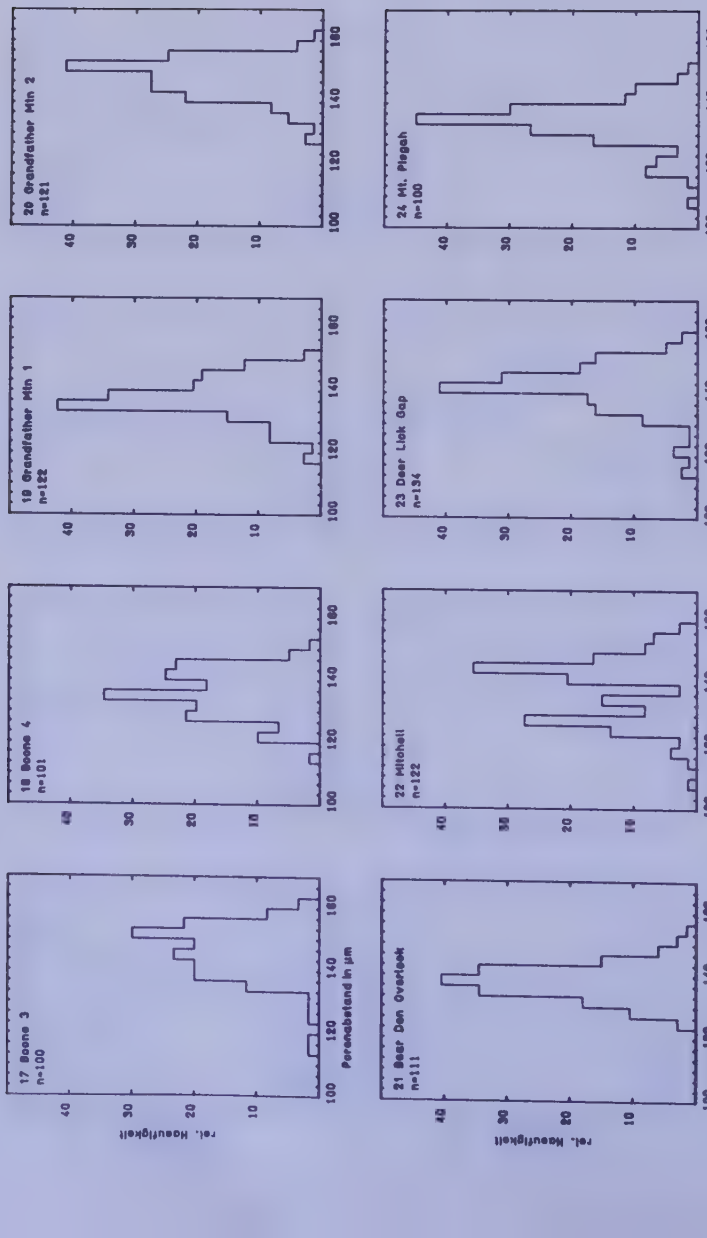


Abb. 2: Fortsetzung

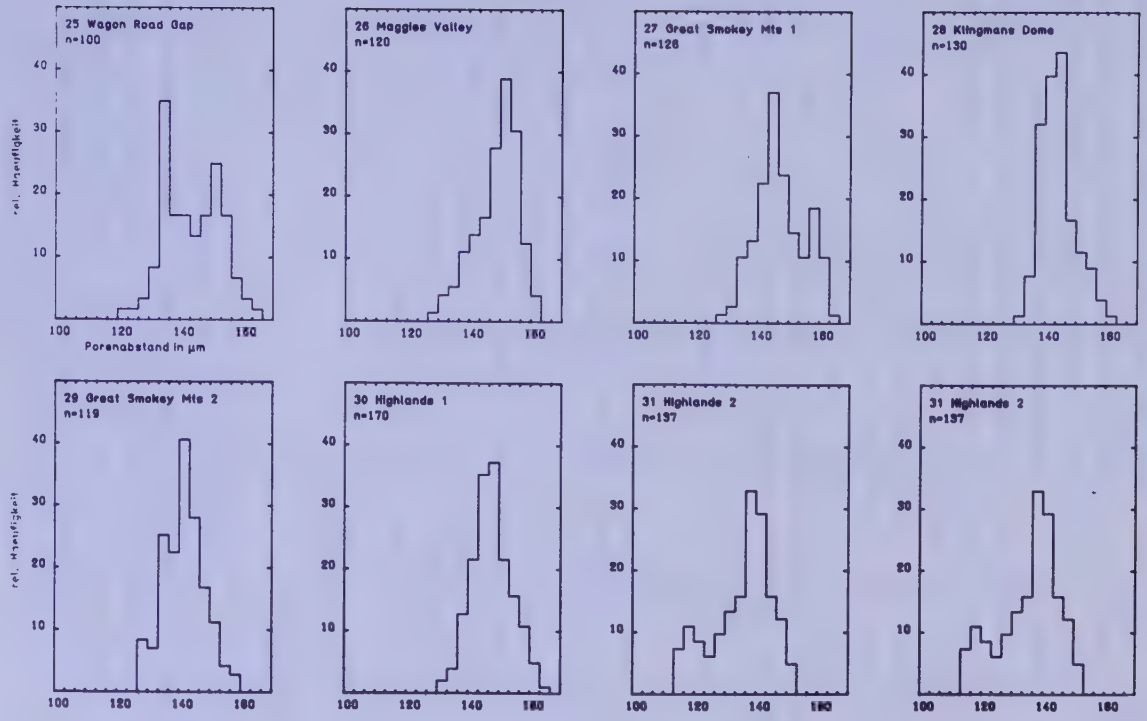


Abb. 2: Fortsetzung

Fehlverteilungen der Chromosomen in der Diakinese entsteht, so sollte bei Vorliegen eines gametophytischen Letalfaktors der Anteil der tauben Pollenkörner deutlich über 50 % liegen. Tab. 3 zeigt, daß dies nicht der Fall ist. In der Regel liegt der Anteil der tauben Körner deutlich unter 50 %. Dies deutet daraufhin, daß beide Komplexe der Oenothera nutans-Sippen durch den Pollen vererbt werden können. (Wegen Ausnahmen von dieser Erwartung siehe Kap. 3.9). Messungen der Pollenkorngröße, wie sie z. B. von Renner (1919 a,b) an Pollenkörnern von komplexheterozygotischen Euoenotheren vorgenommen wurden, führen dann oft zu zwei morphologisch unterscheidbaren Klassen.
Die Ergebnisse der Pollenkornmessungen sind in Abb. 2 dargestellt. Es zeigt sich, daß in den meisten Fällen die fertilen Pollenkörner einer einzigen Größenklasse zuzuordnen sind, wobei sich die durchschnittlichen Pollenkorngrößen sippenspezifisch leicht verschieben. Bei den Sippen Horseheads 2, Whitmer 1, Wagon Road Gap und Mitchell sind deutlich zwei Spitzen zu erkennen. Offensichtlich liegen hier zwei Größenklassen potentiell fertiler Pollenkörner vor.
Bei den Sippen Boone 2, Boone 3, Boone 4, Deer Lick Gap und Mt Pisgah ist oft aufgrund der Anfärbung nicht immer zu entscheiden, ob die Pollenkörner vital sind. Neben den eindeutig vitalen Körnern gibt es kleinere, wenig geschrumpfte Körner, die sich noch gut färben lassen. Es sind offensichtlich degenerierte Körner, die wahrscheinlich nicht mehr keimfähig sind. In den Histogrammen der Abb. 2 stellen sie den zwischen 100 und 120 µm großen Anteil der gemessenen Körner dar.

### 3.3. Samenproben

Die Ergebnisse der Prüfungen, ob Oenothera nutans-Sippen bei Selbstung taube Samen produzieren, sind in Tab. 4 zusammengestellt. Die Anteile der tauben Samen je Probe pro Sippe liegen in der Regel deutlich unter 50 %. Dies ermöglicht die Deutung, daß bei der Embryosackkonkurrenz, die bei Oenothera verbreitet

Tab. 4: Bei Selbstung von Oenothera nutans-Sippen auftretende Verhältnisse von embryohaltigen zu tauben Samen

| Nr. | Sippe | gesamt | mit Embryo | ohne Embryo | mit Embryo in % | ohne Embryo in % | Sigma |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 01 | Horseheads 2 | 196 | 156 | 40 | 80 | 20 | 6 |
| 02 | Coudersport 1 | 209 | 180 | 29 | 86 | 14 | 5 |
| 03 | Marienville 3 | 297 | 230 | 67 | 77 | 23 | 5 |
| 04 | Wymer | 317 | 260 | 57 | 82 | 18 | 4 |
| 05 | Laurel Fork | 205 | 184 | 21 | 90 | 10 | 4 |
| 06 | Elkins 1 | 344 | 294 | 50 | 85 | 15 | 4 |
| 07 | Elkins 2 | 182 | 136 | 46 | 75 | 25 | 6 |
| 08 | Whitmer 1 | 165 | 135 | 30 | 82 | 18 | 6 |
| 09 | Whitmer 2 | 283 | 227 | 55 | 80 | 20 | 5 |
| 10 | Dolly Sods | 130 | 125 | 5 | 96 | 4 | 3 |
| 11 | Seneca Creek | 262 | 240 | 22 | 91 | 9 | 3 |
| 12 | Pipers Gap | 223 | 202 | 21 | 90 | 10 | 4 |
| 13 | Boone 1/1 | 191 | 128 | 63 | 67 | 33 | 7 |
| 14 | Boone 1/3 | 213 | 155 | 58 | 73 | 27 | 6 |
| 15 | Boone 1/5 | 206 | 182 | 24 | 88 | 12 | 4 |
| 16 | Boone 2 | 130 | 111 | 19 | 85 | 15 | 6 |
| 17 | Bonne 3 | 306 | 288 | 18 | 94 | 6 | 3 |
| 18 | Boone 4 | 271 | 231 | 40 | 85 | 15 | 4 |
| 19 | Grandfather Mtn 1 | 189 | 151 | 38 | 80 | 20 | 6 |
| 20 | Grandfather Mtn 2 | 276 | 236 | 40 | 85 | 15 | 4 |
| 21 | Bear Den Overlook | 198 | 158 | 40 | 80 | 20 | 6 |
| 22 | Mitchell | 216 | 109 | 107 | 50 | 50 | 7 |
| 23 | Deer Lick Gap | 129 | 118 | 11 | 91 | 9 | 5 |
| 24 | Mt Pisgah | 157 | 90 | 67 | 57 | 43 | 8 |
| 25 | Wagon Road Gap | 267 | 180 | 87 | 67 | 33 | 6 |
| 26 | Maggies Valley | 222 | 175 | 47 | 79 | 21 | 5 |
| 27 | Great Smokey Mts 1 | 216 | 171 | 45 | 79 | 21 | 5 |
| 28 | Klingmans Dome | 194 | 160 | 34 | 82 | 18 | 5 |
| 29 | Great Smokey Mts 2 | 170 | 128 | 42 | 75 | 25 | 6 |
| 30 | Highlands 1 | 146 | 134 | 12 | 92 | 8 | 4 |
| 31 | Highlands 2 | 161 | 93 | 58 | 62 | 38 | 7 |

ist (Renner 1921a, 1940; Rodkiewicz et al. 1971; Noher de Halac & Harte 1977; Suiezko & Harte 1984), die beta-Embryosäcke nicht vollständig eliminiert werden, daß jedoch in Folge sporophytischer Letalfaktoren die Embryonen nicht zur vollen Entwicklung gelangen. Immerhin wird deutlich, daß die beta-Embryosäcke gegenüber den alpha-Embryosäcken eine geschwächte Konstitution (Subletalfaktoren) besitzen. Es sei darauf hingewiesen, daß die Bildung von alpha·alpha-Homozygoten bei Selbstung durch Si-Gene verhindert wird (Kap. 3.9.1). Das genaue Verhältnis des Durchsetzungsvermögens der alpha- und beta-Komplexe bei der Embryosackentwicklung geht aus den Kreuzungsexperimenten hervor (Kap. 3.9.).

## 3.4. Die Unterscheidungsmerkmale der Sippen

Im Laufe der Untersuchungen kristallisierten sich 79 Merkmale heraus, anhand derer eine Unterscheidung der Oenothera nutans-Sippen und -Komplexe möglich ist. Die berücksichtigten Merkmale sind in Übersicht 1 zusammengestellt.
Merkmale, die für die gesamte Gruppe der Oenothera nutans-Sippen charakteristisch sind, und nicht zur Unterscheidung der Sippen beitragen, sind nur dann berücksichtigt, wenn sich in Kreuzungen eine Unterscheidung der Merkmalsausprägung beider Komplexe bemerkbar macht. So z. B. die Form des Gipfels, die bei allen Oenothera nutans-Sippen durch gerade, nach innen geneigte Brakteen charakterisiert ist. In Kreuzungen spaltet dieses Merkmal oftmals auf, so daß man einen Typ findet, der die Merkmalsausprägung des Oenothera nutans-Elter zeigt und einen anderen Typ, bei dem die Brakteen gedreht und aufrecht, selten schwach nach außen geneigt sind.
Charakteristisch für die untersuchten Oenothera nutans-Sippen sind Unterschiede in der Behaarung der Blätter, des Hypanthiums, der Kelchblätter, des Fruchtknotens, der reifen Frucht und der Sproßachse. Die Unterschiede treten im Typ der Behaarung zutage, welche strigos, villos, glandulos oder hirsut sein kann (Abb. 3).

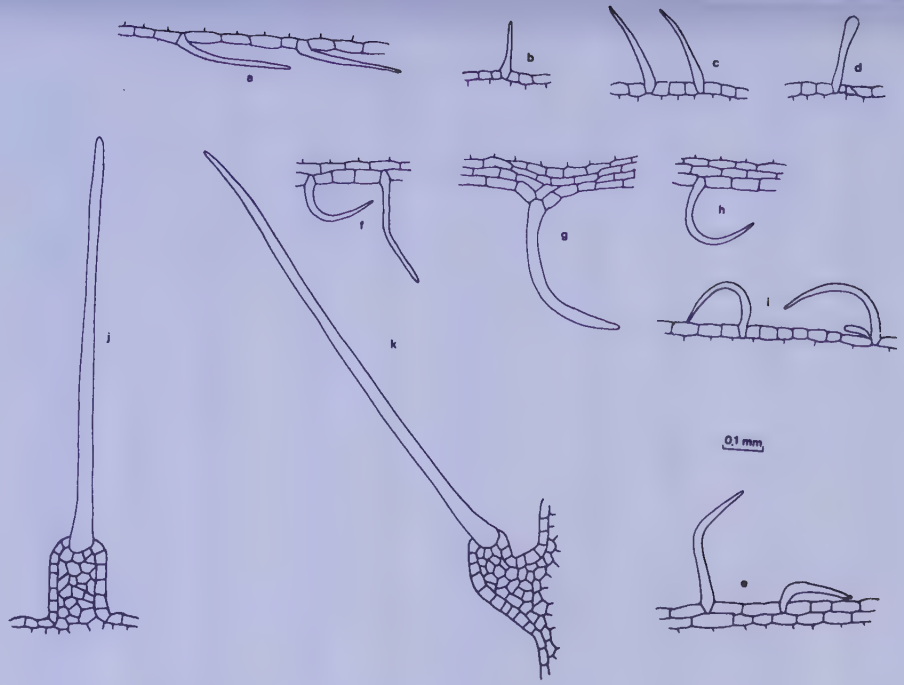


Abb. 3: Behaarungstypen der Blätter, der Sproßachse und der Früchte

a) strigos, Blattunterseite; b) villos, Blattunterseite; c) villos Blattoberseite, d) drüsig, Inflorescenzbereich; e) strigos und villos, Nervatur der Blattoberseite; f) strigos und villos, Nervatur der Blattunterseite; g) villos, Nervatur der Blattunterseite; h) strigos, Nervatur der Blattunterseite; i) strigos, Nervatur der Blattoberseite; j) hirsute Behaarung der Frucht; k) hirsute Behaarung der Sproßachse

Übersicht 1: Zusammenstellung der für die Unterscheidung der Oenothera nutans-Sippen und der Komplexverbindungen benutzten Merkmale

| Merkmalsbezeichnung | Kurzbeschreibung des Merkmals |
|---|---|

M1 RB FO SR
Spreitenform der Rosettenblätter; elliptisch, obovat, (linear nur bei Entwicklungsstörungen, z. B. bei Kreuzungen mit purpurata)

M2 RB FO BA
Form der Basis der Rosettenblätter; ganzrandig; lyrat in unterschiedlichen Ausprägungen;

M3 RB LA
Durchschnittliche Länge der ausgewachsenen oberen Rosettenblätter bei Schoßbeginn

M4 RB BR
Durchschnittliche Breite der ausgewachsenen oberen Rosettenblätter bei Schoßbeginn

M5 RB LBIND
Längen/Breiten-Index der Rosettenblätter, berechnet aus M3/M4; bezeichnet die Form der Rosettenblätter näher, z. B. breit obovat; schmal obovat; breit elliptisch; etc.

M6 RB Farbe Mac
Färbung der Rosettenblätter durch Anthocyanflecken (Maculans)

M7 RB Farbe R
Färbung der Nervatur der Rosettenblätter durch anthozyanhaltige Epidermiszellen (Rubens)

M8 SB BH SO stri
Ausprägung der Behaarung der Spreitenoberseite der Rosetten- und Sproßblätter; überwiegend strigose Behaarung

M9 SB BH SO vill
wie M8; überwiegend villose Behaarung

M10 SB BH NO stri
Ausprägung der Behaarung auf dem Hauptnerv der Spreitenoberseite der Rosetten- und Sproßblätter; überwiegend strigose Behaarung

M11 SB BH NO vill
wie M10; überwiegend villose Behaarung

M12 SB BH RA stri
Ausprägung der Behaarung des Blattrandes der Rosetten- und Sproßblätter; überwiegend strigose Behaarung

M13 SB BH RA vill
wie M12; überwiegend villose Behaarung

M14 SB BH SU vill
Ausprägung der überwiegend villosen Behaarung der Spreiten-unterseite der Rosetten- und Sproßblätter

M15 SB BH NU stri
Ausprägung der Behaarung an der Hauptnervatur der Spreiten-unterseite der Rosetten- und Sproßblätter; überwiegend strigos

M16 SB BH NU vill
wie M15; überwiegend villos

M17 SB FO SR
Form der Blattspreite der Sproßblätter; überwiegend elliptisch oder lanceolat

M18 SB FO RA
Form des Blattrandes der Sproßblätter; fast glatt; dentat; gebuchtet

M19 SB FO BA
Form der Basis der Sproßblätter; lyrat; attenuat; glatt

M20 SB FO SO
Oberfläche der Spreite der Sproßblätter; glatt; gewellt

M21 SB LA
Durchschnittliche Länge der mittleren Sproßblätter

M22 SB BR
Durchschnittliche Breite der mittleren Sproßblätter

M23 SB LBIND
Längen/Breiten-Index der mittleren Sproßblätter, berechnet aus M21/M22

M24 SB Farbe R
Färbung der Hauptnervatur der Sproßblätter (Rubens)

M25 OB BH SO stri
Ausprägung der Behaarung der Spreitenoberseite der Brakteen; überwiegend strigose Behaarung

M26 OB BH SO vill
wie M25; überwiegend villose Behaarung

M27 OB BH SO drue
wie M25; drüsige Behaarung

M28 OB BH NO stri
Ausprägung der Behaarung der Nervatur der Spreitenoberseite der Brakteen; überwiegend strigose Behaarung

M29 OB BH NO vill
wie M28; überwiegend villose Behaarung

M30 OB BH NO drue
wie M28; drüsige Behaarung

M31 OB BH RA stri
Ausprägung der Behaarung des Brakteenrandes; überwiegend strigos

M32 OB BH RA vill
wie M31; überwiegend villos

M33 OB BH SU vill
Ausprägung der Behaarung der Spreitenunterseite der Brakteen; überwiegend villos

M34 OB BH SU drue
wie M33; überwiegend drüsig

M35 OB BH NU stri
Ausprägung der Behaarung der Nervatur an der Spreitenunterseite der Brakteen; überwiegend strigos

M36 OB BH NU vill
wie M35; überwiegend villos

M37 OB BH NU drue
wie M35; überwiegend drüsig

M38 OB FO BA
Form des Blattrandes der Brakteen; glatt, gezähnt, gebuchtet

M39 OB LA
Durchschnittliche Länge der mittleren bis oberen Brakteen

M40 OB BR
Durchschnittliche Breite der mittleren bis oberen Brakteen

M41 OB LBIND
Längen/Breitenindex der Brakteen, berechnet aus M39/40

M42 OB Farbe R
Färbung der Nervatur der Brakteen (Rubens)

M43 HY LA mm
Durchschnittliche Länge der Hypanthien der Blüten aus dem oberen Drittel der Inflorescenz

M44 HY BH vill
Ausprägung der Behaarung der Hypanthien; überwiegend villos

M45 HY BH drue
wie M45; überwiegend drüsig

M46 KN BH vill
Ausprägung der Behaarung der Sepalen; überwiegend villos

M47 KN BH drue
Ausprägung der Behaarung der Sepalen; überwiegend drüsig

M48 KN FO
Umrißform der Knospen kurz vor dem Aufblühen; lorat; elliptisch; lanceolat

M49 KN LA
Durchschnittliche Länge der reifen Knospen aus dem oberen Drittel der Inflorescenz

M50 KN BR
Durchschnittlicher Durchmesser der reifen Knospen aus dem oberen Drittel der Inflorescenz

M51 KN LBIND
Längen/Breiten-Index; berechnet aus M49/M50

M52 KN Farbe Rk
Ausprägung der roten Streifung auf den Petalen (Striatocarpus); vererbt durch purpurata, wird von Oenothera nutans-Sippen +/- stark gehemmt; gelegentlich bei Oenothera nutans sehr schwach ausgeprägt

M53 KZ LA
Durchschnittliche Länge der Kelchzipfel der Blüten aus dem oberen Drittel der Inflorescenz

M54 KZ WI
Durchschnittlicher Neigungswinkel zwischen den Kelchzipfeln

M55 KR FO SI
Form des oberen Petalenrandes; retus, rund, emarginat oder retus mit acuter Spitze

M56 KR LA
Durchschnittliche Länge der Kronblätter aus noch gerade geschlossenen Knospen des oberen Drittels der Inflorescenz

M57 KR BR
Durchschnittliche Breite der Kronblätter aus noch gerade geschlossenen Knospen des oberen Drittels der Inflorescenz

M58 KR LBIND
Längen/Breiten-Index; berechnet aus M56/M57

M59 ST AN
Durchschnittliche Länge der Antheren aus Knospen wie bei M56

M60 ST FI
Durchschnittliche Länge der Filamente aus Knospen wie bei M56

M61 NA LA
Durchschnittliche Länge der Griffel aus Knospen wie bei M56

M62 NA NAA
Durchschnittliche Länge der Griffeläste aus Knospen wie bei M56

M63 AUTOGAM
Möglichkeit der Selbstbestäubung in der geschlossenen Knospe, indem die Antheren die Narbe nicht erreichen, gerade erreichen oder überragen

M64 FK BH hirs
Ausprägung der Behaarung des Fruchtknotens; hirsute Behaarung

M65 FK BH drue
wie M64; drüsige Behaarung

M66 FK LA
Durchschnittliche Länge des Fruchtknotens

M67 SA BH hirs
Ausprägung der Behaarung der Sproßachse im unteren und mittleren Bereich; überwiegend hirsute Behaarung

M68 SA FARBE Sb
Ausprägung der gleichmäßigen Anthozyanfärbung der Sproßachsenepidermis im unteren Bereich der Sproßachse

M69 SA FARBE Sm
wie M68, im mittleren Bereich der Sproßachse

M70 SA FARBE P
Ausprägung der Anthozyanfärbung in den Haarbasen der hirsuten Sproßachsenbehaarung (Punctulans)

M71 SA LA
Durchschnittliche Höhe der Sproßachse

M72 Sa INFO
Ausprägung der Verzweigung im Inflorescenzbereich

M73 SA FO Gi
Orientierung der Brakteen im Inflorescenzgipfel; Brakteen aufrecht; nach innen geneigt; nach außen geneigt; gerade oder gedreht

M74 SA BS FO
Ausprägung der Verzweigung der Sproßachse im unteren und mittleren Bereich

M75 RF BH* hirs
Ausprägung der Behaarung der reifen Frucht aus dem oberen Drittel der Inflorescenz; hirsute Behaarung

M76 RF BH* drue
wie M75; drüsige Behaarung

M77 RF LA*
Durchschnittliche Länge der reifen Frucht aus dem oberen Drittel der Inflorescenz

M78 RF BR*
Durchschnittlicher Durchmesser der reifen Frucht aus dem oberen Drittel der Inflorescenz

M79 RF LBIND*
Längen/Breiten-Index, berechnet aus M77/M78

---

* Die Untersuchung der Fruchtmerkmale erfolgte an fixiertem Material (Ethanol 70 %)

Übersicht 2: Wesentliche komplexunterscheidende Faktoren

| Bezeichnung | Merkmal |
|---|---|
| DH | dunkelgrün- braun ausgebildetes Herz der Rosette und dunkle Spitzen der Brakteen |
| hH | hell ausgebildetes Herz der Rosette und helle Spitzen der Brakteen |
| DV | pseudodichotome Verzweigung der Sproßachse |
| Mac | rotfleckige Rosettenblätter |
| mac | ungefleckte Rosettenblätter |
| P | gerötete Haarbasen bei hirsuter Behaarung |
| p | grüne Haarbasen bei hirsuter Behaarung |
| Ple | Pollenletal- bzw. subletalfaktor |
| R | rotnervige Blätter |
| r | weißnervige Blätter |
| Rk | rotfleckige Kelchblätter |
| Rks | rote Kelchblattspitzen |
| rks | grüne Kelchblattspitzen |
| S | goldgelbe Blütenkronblätter |
| s | schwefelgelbe Blütenkronblätter |
| Sb | gerötete Epidermis im basalen Bereich der Sproßachse |
| Sc | selbstkompatibel |
| Shb | zugespitzte Herzblätter in der Rosette |
| Si | selbstinkompatibel |
| Sm | gerötete Epidermis im medialen Bereich der Sproßachse |
| sul | Subletalfaktor |
| ++ | Merkmal sehr stark ausgeprägt |
| + | Merkmal stark ausgeprägt |
| - | Merkmal schwach ausgeprägt |
| -- | Merkmal sehr schwach ausgeprägt |

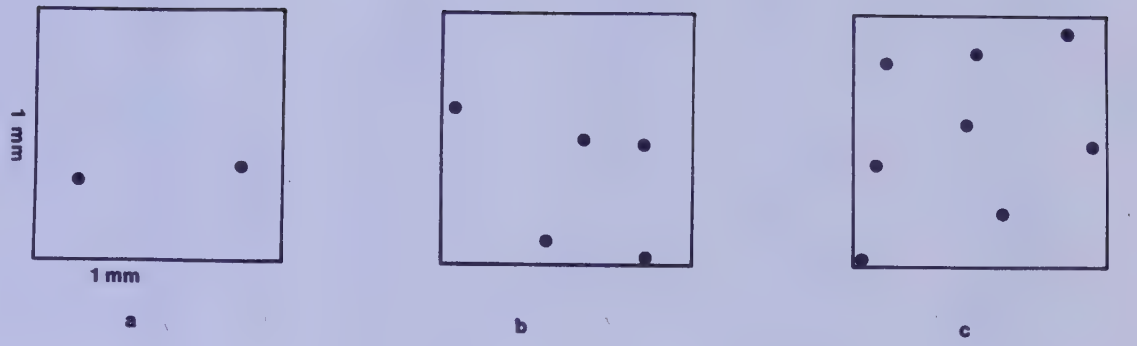


Abb. 4: Behaarungsdichte der drüsigen Behaarung der Früchte bei den Sippen
a) Boone 1/1 (schwach); b) Wagon Road Gap (normal); c) Boone 3 (stark)

Abb. 5: Rosettenblattformen einiger Oenothera nutans-Sippen mit unterschiedlicher Ausprägung des Maculans-Merkmals
a) Horseheads 2 ($Mac^{+}$); b) Marienville 3 ($Mac^{-}$); c) Elkins 2 (mac); d) Boone 1/5 ($Mac^{+}$); e) Wagon Road Gap ($Mac^{++}$)

Während die strigose Behaarung in der Regel auf die Rosetten- und Sproßblätter beschränkt ist, tritt eine villose Behaarung außer an den Blättern selten auch im Inflorescenzbereich auf. Die drüsige Behaarung ist, soweit sie überhaupt auftritt, auf den Inflorescenzbereich beschränkt; der hirsute Behaarungstyp ist im Sproßachsenbereich zu finden und nimmt in seiner Dichte im Inflorescenzbereich ab. Die Dichte der Behaarung ist von Sippe zu Sippe signifikant unterschiedlich. In der Regel unterscheidet sich die Behaarung der Blätter an der Spreitenober- und Unterseite, am Rand sowie an der Nervatur. Quantitative Untersuchungen bezüglich der Behaarungsdichte zeigen, daß z. B. bei stark drüsiger Behaarung der reifen Früchte im Durchschnitt acht Drüsenhaarzellen pro $mm^2$ zu zählen sind, bei normal drüsiger Behaarung fünf Drüsenhaare pro $mm^2$ und bei schwach drüsiger Behaarung zwei Drüsenhaare pro $mm^2$ (Abb. 4). Diese quantitativ ermittelten Werte werden bei weiteren Untersuchungen der Behaarungsintensität, die mit der Stereolupe erfolgt, als Grundlage für das Schätzen der Behaarungsintensitäten aller weiteren Organe und Behaarungstypen zugrundegelegt. Des weiteren unterscheiden sich die Sippen in den F o r m m e r k m a l e n und G r ö ß e n m e r k m a l e n ihrer Blattorgane.

So sind die Rosettenblätter (Abb. 5) meist oblanceolat bis obovat, gelegentlich auch elliptisch ausgebildet. Der Blattrand kann fast ganzrandig oder schwach gezähnt bis gebuchtet sein. Oft ist die Basis der Blattspreite mehr oder weniger lyrat ausgebildet, insbesondere bei den Übergangsblättern von der Rosette zur geschoßten Pflanze.

Die Sproßachsenblätter zeigen in der Regel von der Basis zur Spitze einen Übergang von elliptisch geformter zu lanceolater Blattspreite.

Die Brakteen sind meist lanceolat bis pfriemelig-lorat ausgebildet, die Kelchblattzipfel stehen meist aufrecht, manchmal sind sie etwas nach außen geneigt.

Die immer sehr breit obovaten Kronblätter unterscheiden sich in der Form ihres oberen Randes, welcher mehr oder weniger tief eingeschnitten sein kann, teilweise auch im Einschnitt eine

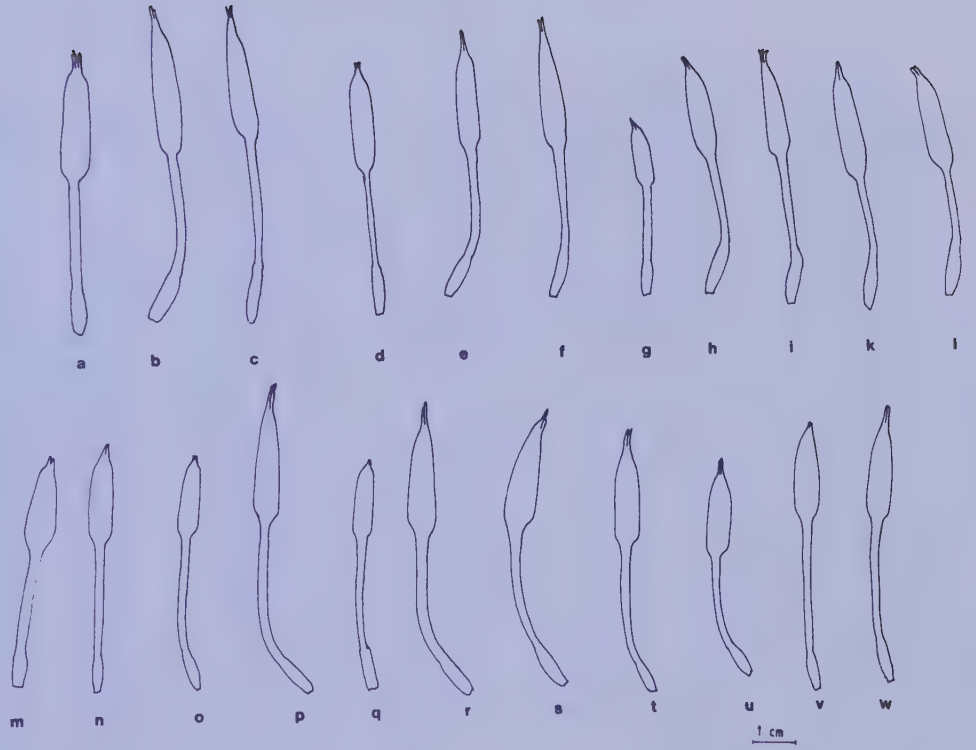


Abb. 6: Knospenumrißformen einiger Oenothera nutans-Sippen
a) Boone 1/1; b) Boone 4; c) Boone 1/3; d) Boone 1/5; e) Boone 2; f) Boone 3; g) Marienville 3; h) Coudersport 1; i) Great Sm Mts 1; k) Pipers Gap; l) Seneca Creek; m) Elkins 1; h) Elkins 2; o) Whitmer 1; p) Dolly Sods; q) Whitmer 2; r) Grandfather Mtn 1; s) Grandfather Mtn 2; t) Bear Den Overlook; u) Deer Lick Gap; v) Maggies Valley; w) Klingmans Dome

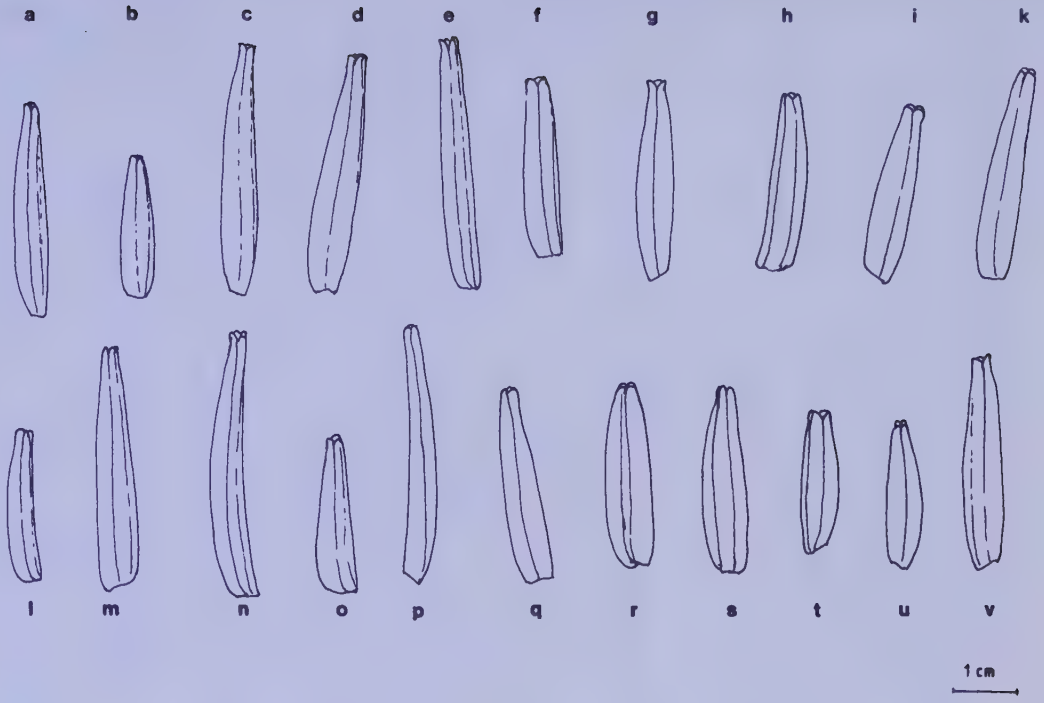


Abb. 7: Umrißformen reifer Früchte einiger Oenothera nutans-Sippen
a) Dolly Sods; b) Wymer; c) Whitmer 1; d) Elkins 1; e) Seneca Creek; f) Pipers Gap; g) Great Sm Mts 1; h) Coudersport 1; i) Whitmer 2; k) Laurel Fork; l) Marienville; m) Boone 3; n) Boone 2; o) Boone 1/5; p) Boone 4; q) Boone 1/1; r) Highlands 2; s) Wagon Road Gap; t) Mt Pisgah; u) Mitchell; v) Horseheads 2

Spitze aufweist. Der Rand kann retus, emarginat, rund oder retus-apiculat ausgebildet sein.
Die Knospen sind oberhalb des Hypanthiums im Umriß lorat bis lanceolat (Abb. 6). Die reifen Früchte sind in ihrem Umriß lanceolat ausgebildet, weisen jedoch hinsichtlich ihrer Länge und des Durchmessers charakteristische Unterschiede auf (Abb. 7).

Unterschiede zwischen den Sippen findet man auch in der Verzweigungsform der Sproßachse. So können die Pflanzen vorwiegend basal oder mehr medial verzweigt sein.

Im Inflorescenzbereich ist die Hauptinflorescenzachse meist stark gehemmt und es kommt zu mehr oder weniger starker Verzweigung. Die Inflorescenz bekommt dadurch ein buschiges Aussehen.
Die Formmerkmale können wie folgt quantifiziert werden: Die Grundform der Blätter wird durch den Quotienten der Gesamtlänge zur Länge: Spitze, breiteste Stelle der Spreite, angegeben (Abb. 8). Für ein lorates Blatt ergibt sich damit der Wert 1, für ein elliptisches Blatt der Wert 2, für ein obovates Blatt der Wert 3 und für ein lanceolates Blatt der Wert 1,5. Die Form des Blattrandes wird quantifiziert indem eine relative Anzahl Zähnchen (Buchten oder Erhebungen) pro relativer Länge angegeben wird. Es ergeben sich die Werte 0 für einen fast glatten Blattrand; 1 für einen schwach gezähnten Blattrand; 1,4 für normal dentat; 2 für sehr dentat, geht die Zähnung in eine Buchtung des Blattrandes über, so werden die Werte 3 für einen wenig gebuchteten Blattrand, 3,5 für einen stärker gebuchteten Blattrand verwendet.

Die oftmals lyrat ausgebildeten Rosettenblätter und unteren Sproßblätter können durch die relative durchschnittliche Tiefe der Einschnitte quantitativ dargestellt werden. Es ergeben sich die Werte 0, 3, 5, 8 für eine annähernd ungebuchtete Blattbasis, ein wenig lyrates, lyrates und stark lyrates Blatt. Die Form der Kronblattspitzen wird quantifiziert, indem die durchschnittliche Tiefe des Einschnittes in den oberen Kronblattrand angegeben wird. Es ergibt sich damit für einen runden Kronblattrand der Wert 1, für einen eingeschnittenen Oberrand mit apiculater Spitze der Wert 0,6; für einen retusen Kronblattoberrand der Wert 2,8 und für einen emarginaten Kronblattoberrand der Wert 3,2. Der Typ der Verzweigung an

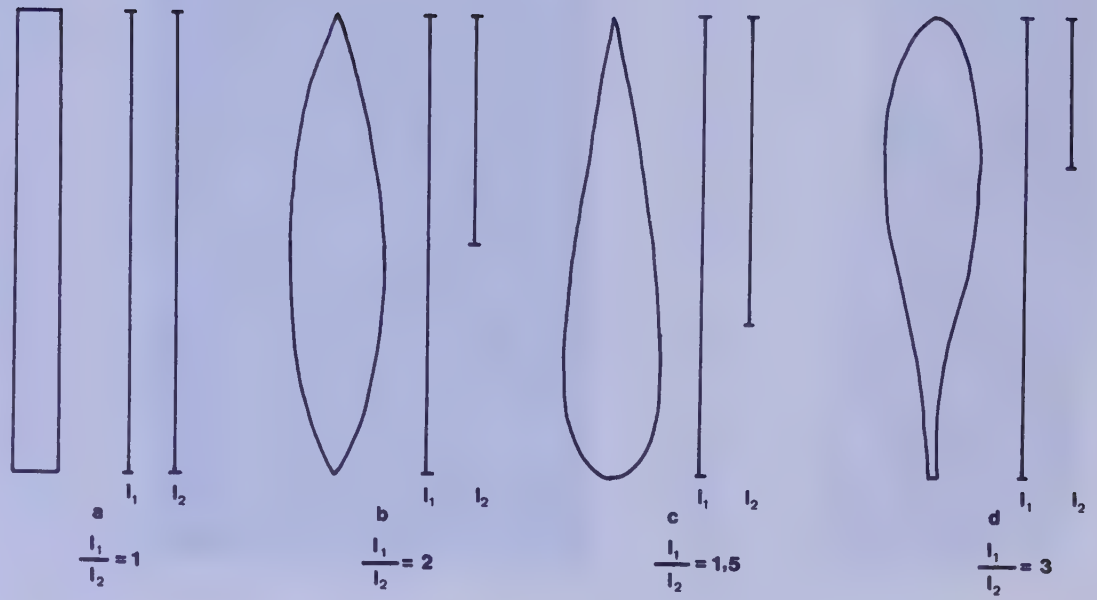


Abb. 8: Schema der quantitativen Beschreibung der Grundtypen der Blattumrißformen

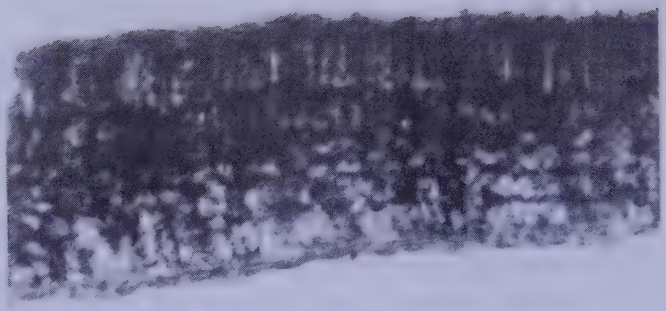

Abb. 9: Blattquerschnitt durch eine Mac-Region bei der Sippe Wagon Road Gap. Die starke Ausprägung des Merkmals bedingt auch eine Färbung der Epidermis der Blattunterseite.

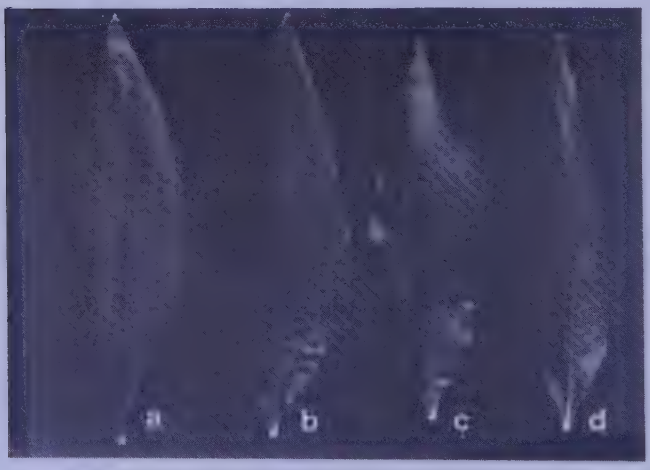


Abb. 10: Unterschiedlich intensive Ausprägung des Rotnervfaktors; a) R++, Sippe Wagon Road Gap; b) R+, Sippe Boone 1/1; c) R--, Sippe Coudersport; d) r, Bastard Galbicans•beta Boone 1/3

der Basis der Pflanzen wurde durch zwei Werte erfaßt: 10 = wenig verzweigt (bis 10 Seitenäste), 20 = stärker verzweigt. Die Orientierung der Brakteen im Gipfel kann aufrecht oder nach innen gebogen sein. Bei Kreuzungen mit A-Komplexen findet man gelegentlich eine nach außen orientierte Brakteenstellung. Die quantitativen Werte beziehen sich auf die Winkelstellung der oberen Brakteenspitzen zu einer Ebene senkrecht zur Sproßachse. Die gelegentlich auftretende Drehung der Brakteen bei Kreuzungen mit A-Komplexen wird in der quantitativen Auswertung nicht berücksichtigt. Alle Werte werden als dimensionslose Größen betrachtet.

Stark differenzierenden Charakter haben die - modifikativ besonders leicht beeinflußbaren - F ä r b u n g s m e r k m a l e . Die Rosettenblätter weisen teils keine, teils mehr oder weniger stark ausgeprägte Anthocyanflecken auf (Maculans, Renner 1942b), die ihre Ursache in einer lokal begrenzten Rotfärbung der Epidermis haben. Bei schwacher Ausprägung des Merkmals ist nur die Epidermis der Blattoberseite betroffen; ist das Merkmal stark ausgeprägt, vergrößert sich zu einen die betroffene Fläche, zum anderen ist auch eine Rotfärbung der Epidermis der Blattunterseite zu finden (Abb. 9). Das Maculans-Merkmal ist meist auf die Rosettenblätter beschränkt. Nur bei homozygotem Vorliegen in Kreuzungen zwischen Sippen, die beide eine starke Ausprägung des Merkmals zeigen, dehnt sich das Merkmal manchmal auf die unteren und mittleren Sproßachsenblätter aus.

Das Merkmal Rubens (Renner 1921b, 1942b) findet man sowohl an den Rosettenblättern als auch an Sproßachsenblättern und Brakteen. Es bildet eine mehr oder weniger intensive Rotfärbung der Hauptnervatur aus, die bei schwacher Ausprägung auf den Hauptnerv und die Spreitenoberseite beschränkt ist, bei intensiver Ausprägung auch Nerven 1. Ordnung und die Spreitenunterseite erfaßt (Abb. 10). Bezüglich der Intensität der Ausprägung ist in der Regel eine Zunahme von den Rosettenblättern zu den unteren Sproßblättern zu finden. In Richtung der Inflorescenz nimmt die Intensität der Färbung wieder ab.

Das Merkmal Punctulans (Renner 1942 b) tritt im Sprossachsenbereich auf und ist gekennzeichnet durch eine Rotfärbung der Haarbasen der hirsuten Sprossachsenbehaarung. Auch die Haarbasen

der hirsuten Haare am Fruchtknoten können das Merkmal tragen. Offensichtlich scheint es in den Oenothera nutans-Sippen nicht als Grundfaktor der Anthozyansynthese aufzutreten, wie dies von Harte (1948) für andere Oenothera-Komplexe angenommen wurde, denn bei den meisten Sippen treten Anthozyanmerkmale auf, ohne daß das Punctulans-Merkmal ausgebildet wird.

Die oft auftretende Rotfärbung der Sproßachse unterscheidet sich im basalen und medialen Bereich. Das von Harte (1948) für A-Komplexe beschriebene Merkmal rubricaulis wurde deshalb getrennt für den basalen und medialen Bereich der Sproßachse protokolliert.

Alle Anthozyanmerkmale treten, unabhängig von modifikativen Einflüssen, bei den Sippen in variierenden Intensitäten auf. Für jedes Anthozyanmerkmal werden deshalb sechs Klassen vorgesehen, von stark gefärbt über weniger gefärbt bis ungefärbt. Die Quantifizierung der Merkmale erfolgt durch relative Zahlen, die für die Intensität der Färbung stehen: (25: stark gefärbt; 20: weniger stark gefärbt; 15: normal gefärbt; 10: schwach gefärbt; 5: sehr schwach gefärbt; 0: ungefärbt).
Die Ergebnisse der quantifizierten Merkmalsprotokollierung sind für die Stammsippen in Tab. 5 zusammengestellt. Dabei sind, um gebrochene Zahlen zu vermeiden, die Werte mit entsprechenden Zehnerpotenzzahlen multipliziert. Da alle Werte bei der statistischen Auswertung standardisiert werden, hat dies auf die Ergebnisfindung keinen Einfluß.

### 3.5. Vergleichende morphologische Phänotyp-Analysen an Oenothera nutans- und Oenothera grandiflora-Sippen

Die quantifizierten morphologischen Merkmale der Sippen aus Tab. 5 werden untereinander verglichen. Wegen der möglichen Abstammung der Oenothera nutans-Sippen aus Oenothera grandiflora-Populationen (Steiner & Stubbe 1984) ist es von Interesse, auch verschiedene Oenothera grandiflora-Sippen in den morphologischen Vergleich miteinzubeziehen.
Die betrachteten Merkmale, die eine Unterscheidung der Sippen zulassen, sind in ihrem differenzierenden Charakter und ihrem Ein-

fluß auf das evolutive Verhalten der Sippen schwierig zu gewichten. Diese Problematik tritt immer dann auf, wenn taxonomische Gruppen engerer Kategorien untersucht werden.
Man kann bei den betrachteten Unterscheidungsmerkmalen annehmen, daß sie, ohne wesentlichen Einfluß auf die Vitalität der Sippen, leicht mutagenen Einflüssen zugänglich sind, z. B. durch Duplikation der Gene für die Anthozyansynthese, was sich in Dosiseffekten und damit intensiverer Ausprägung des Merkmals bemerkbar macht. Solche Mutationsschritte führen zwar zu Veränderungen im Phänotyp der entsprechenden Sippe und sind deshalb für eine Unterscheidung der Sippen und für eine Ähnlichkeitsanalyse von Bedeutung, können aber in ihrer Einflußnahme auf die evolutive Entwicklung nur schwer gewichtet werden.
Im Prinzip gilt diese Gleichwertigkeit für alle hier betrachteten morphologischen Merkmale, anders als für die bei den Euoenotheren stark zu gewichtenden Letalfaktoren und Si-Faktoren, die, in Verbindung mit dem Translokationssystem, direkt zu einer Bevorzugung des einen oder anderen Komplexes in Eizelle oder Pollen führen und damit komplexselektionierenden Charakter haben.
Die Merkmale aus Tab. 5 gehen wegen der im wesentlichen gleichen oder doch schwierig zu bestimmenden Wertigkeit ungewichtet in die Analyse ein. Die große Anzahl der betrachteten Merkmale läßt eine relativ große Sicherheit der Schlußfolgerungen von Ähnlichkeit auf Verwandtschaft zu; einzelne Unterschiede oder Übereinstimmungen können zufällig oder konvergent entstanden sein, bei zahlreichen wird dies immer unwahrscheinlicher (Ehrendorfer 1983). Sippen, die einen hohen Grad an Ähnlichkeit aufweisen, werden zu Verwandtschaftsgruppen zusammengefaßt.
Objektiv ist eine Gruppierung, insbesondere bei ungewichteten, quantifizierten Merkmalen mit Hilfe multivariater statistischer Verfahren möglich. Übliche Verfahren sind die Hauptkomponentenanalyse, die Analyse nach Euklidischen Distanzen oder eine Kombination aus diesen Verfahren.

Tab. 5: Quantifizierte Merkmalsausspraegungen der Oenothera nutans-und Oenothera grandiflora-Sippen. Die Sippen sind entsprechend Tab. 1 numeriert; Merkmale nach Uebersicht 1

| Merkmal | Einheit | Sippe Nr. / Merkmalsausspraegung | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 |
| M 1 RB FO SR | | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 20 | 30 | 30 | 30 | 30 | 20 | 20 | 20 | 20 | 20 | 30 | 30 | 30 | 30 | 20 | 20 | 30 | 20 | 20 | 30 | 30 | 20 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 |
| M 2 RB FO BA | | 3 | 5 | 3 | 5 | 3 | 3 | 5 | 5 | 8 | 5 | 3 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 5 | 5 | 8 | 5 | 3 | 5 | 0 | 5 | 0 | 0 | 3 | 8 | 0 |
| M 3 RB LA | cm | 15 | 18 | 18 | 18 | 18 | 18 | 18 | 15 | 18 | 18 | 21 | 18 | 15 | 18 | 18 | 21 | 15 | 21 | 21 | 18 | 18 | 21 | 21 | 21 | 21 | 18 | 21 | 18 | 18 | 18 | 24 | 15 | 15 | 15 | 18 | 18 | |
| M 4 RB BR | mm | 50 | 50 | 45 | 35 | 45 | 40 | 40 | 40 | 45 | 45 | 35 | 50 | 30 | 40 | 45 | 45 | 40 | 55 | 55 | 45 | 50 | 55 | 40 | 30 | 50 | 45 | 40 | 50 | 45 | 45 | 55 | 60 | 45 | 50 | 55 | 50 | 55 |
| M 5 RB LBIND | | 3 | 4 | 4 | 5 | 4 | 5 | 5 | 4 | 4 | 4 | 6 | 4 | 5 | 5 | 4 | 5 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 5 | 7 | 4 | 5 | 5 | 4 | 4 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 4 | 3 |
| M 6 RB FARBE Mac | | 20 | 25 | 10 | 20 | 20 | 0 | 10 | 10 | 20 | 25 | 10 | 20 | 15 | 20 | 20 | 15 | 20 | 25 | 25 | 5 | 5 | 20 | 25 | 25 | 20 | 20 | 25 | 20 | 20 | 20 | 0 | 0 | 15 | 0 | 0 | 10 | 15 |
| M 7 RB FARBE R | | 10 | 10 | 15 | 20 | 20 | 15 | 15 | 25 | 20 | 20 | 15 | 20 | 5 | 15 | 15 | 20 | 10 | 10 | 10 | 20 | 20 | 20 | 15 | 25 | 20 | 20 | 20 | 20 | 10 | 20 | 10 | 10 | 5 | 10 | 15 | 15 | 15 |
| M 8 SB BH SO str | 1/qmm | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M 9 SB BH SO vil | 1/qmm | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| M10 SB BH NO str | 1/qmm | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M11 SB BH NO vil | 1/qmm | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| M12 SB BH RA str | 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M13 SB BH RA vil | 1/qmm | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| M14 SB BH SU vil | 1/qmm | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| M15 SB BH NU str | 1/qmm | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M16 SB BH NU vil | 1/qmm | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 8 | 5 | 5 | 8 | 8 | 8 |
| M17 SB FO SR | | 15 | 20 | 15 | 15 | 20 | 20 | 20 | 20 | 15 | 20 | 20 | 15 | 15 | 20 | 15 | 15 | 15 | 15 | 20 | 20 | 15 | 20 | 20 | 20 | 15 | 15 | 15 | 20 | 15 | 15 | 15 | 20 | 15 | 15 | 20 | 20 | 15 |
| M18 SB FO RA | | 10 | 20 | 10 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 20 | 10 | 10 | 14 | 5 | 15 | 10 | 15 | 10 | 15 | 15 | 10 | 14 | 15 | 10 | 10 | 10 | 10 | 18 | 14 | 15 | 10 | 14 | 10 | 10 | 14 | 14 | 10 | 10 |
| M19 SB FO BA | | 3 | 5 | 3 | 5 | 3 | 3 | 5 | 5 | 8 | 5 | 3 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 5 | 5 | 8 | 5 | 3 | 5 | 0 | 5 | 0 | 0 | 3 | 8 | 0 |
| M20 SB FO SO | | 0 | 4 | 0 | 4 | 3 | 0 | 3 | 0 | 4 | 3 | 0 | 5 | 0 | 5 | 0 | 5 | 1 | 5 | 5 | 3 | 5 | 5 | 0 | 3 | 3 | 3 | 5 | 5 | 5 | 4 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 |
| M21 SB LA | cm | 15 | 12 | 12 | 15 | 18 | 12 | 9 | 12 | 15 | 12 | 12 | 15 | 12 | 15 | 15 | 12 | 15 | 12 | 15 | 18 | 15 | 12 | 15 | 18 | 15 | 18 | 12 | 12 | 18 | 15 | 21 | 18 | 15 | 15 | 12 | 12 | 12 |
| M22 SB BR | mm | 45 | 40 | 30 | 50 | 45 | 30 | 30 | 35 | 45 | 30 | 30 | 50 | 25 | 50 | 30 | 30 | 35 | 40 | 40 | 35 | 45 | 40 | 45 | 50 | 45 | 40 | 30 | 40 | 40 | 50 | 25 | 20 | 30 | 35 | 30 | 25 | 30 |
| M23 SB LBIND | | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 | 4 | 4 | 3 | 5 | 3 | 5 | 4 | 4 | 3 | 4 | 5 | 3 | 3 | 3 | 4 | 3 | 5 | 4 | 3 | 5 | 3 | 8 | 9 | 5 | 4 | 4 | 5 | 4 |
| M24 SB FARBE R | | 15 | 5 | 25 | 25 | 10 | 15 | 20 | 15 | 20 | 15 | 10 | 10 | 10 | 10 | 0 | 20 | 15 | 15 | 20 | 20 | 15 | 20 | 15 | 25 | 15 | 15 | 5 | 10 | 15 | 20 | 10 | 10 | 5 | 10 | 15 | 15 | 15 |
| M25 OB BH SO str | 1/qmm | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M26 OB BH SO vil | 1/qmm | 2 | 0 | 2 | 5 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 0 | 5 | 0 | 5 | 2 | 5 | 2 | 0 | 2 | 5 | 0 |
| M27 OB BH SO dru | 1/qmm | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M28 OB BH NO str | 1/qmm | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 5 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 5 | 2 | 0 | 5 | 5 | 0 |
| M29 OB BH NO vil | 1/qmm | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M30 OB BH NO dru | 1/qmm | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M31 OB BH RA vil | 1/qmm | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 5 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 |
| M32 OB BH RA dru | 1/qmm | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M33 OB BH SU vil | 1/qmm | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 5 | 0 | 2 | 5 | 5 | 0 | 2 | 5 | 5 | 2 |
| M34 OB BH SU dru | 1/qmm | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 5 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 |
| M35 OB BH NU str | 1/qmm | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M36 OB BH NU vil | 1/qmm | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 0 | 2 | 2 | 2 | 5 | 0 | 2 | 5 | 5 | 0 | 2 | 8 | 8 | 2 |
| M37 OB BH NU dru | 1/qmm | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Tab. 5: Fortsetzuns

| Merkmal | Einheit | Sippe Nr. / Merkmalsausspraegung | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 |
| M38 OB FO RA | | 10 | 15 | 10 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 10 | 0 | 0 | 10 | 0 | 5 | 0 | 10 | 5 | 15 | 5 | 5 | 10 | 5 | 10 | 5 | 10 | 0 | 15 | 14 | 5 | 10 | 10 | 10 | 10 | 14,14 | 10 | 10 | |
| M39 OB LA | cm | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 3 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 3 | 3 | 3 | 6 | 6 | 3 |
| M40 OB BR | mm | 20 | 15 | 15 | 10 | 20 | 15 | 10 | 15 | 20 | 10 | 10 | 30 | 10 | 20 | 10 | 10 | 10 | 15 | 15 | 20 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 15 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 15 | 10 | 10 |
| M41 OB LBIND | | 3 | 4 | 4 | 6 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | 6 | 6 | 2 | 6 | 3 | 6 | 6 | 6 | 4 | 4 | 3 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 4 | 6 | 6 | 6 | 6 | 3 | 3,4 | 6 | 3 | |
| M42 OB FARBE R | | 10 | 0 | 0 | 10 | 0 | 15 | 15 | 5 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 15 | 5 | 0 | 10 | 10 | 5 | 15 | 5 | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M43 HY LA | mm | 32 | 40 | 24 | 40 | 32 | 40 | 32 | 40 | 40 | 40 | 32 | 40 | 40 | 40 | 32 | 40 | 40 | 32 | 40 | 32 | 40 | 32 | 40 | 32 | 40 | 32 | 48 | 40 | 40 | 32 | 32 | 40 | 48 | 40 | 40 | 32 | 32 |
| M44 HY BH | vil 1/qmm | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M45 HY BH | dru 1/qmm | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 5 | 2 | 5 |
| M46 KN BH | vil 1/qmm | 5 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 5 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 5 | 0 |
| M47 KN BH | dru 1/qmm | 5 | 2 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 5 | 5 | 5 |
| M48 KN FO | | 10 | 10 | 10 | 15 | 15 | 10 | 10 | 10 | 15 | 15 | 15 | 10 | 15 | 10 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 10 | 15 | 10 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 |
| M49 KN LA | mm | 20 | 25 | 15 | 25 | 20 | 25 | 15 | 20 | 30 | 25 | 20 | 25 | 30 | 25 | 20 | 30 | 25 | 30 | 30 | 25 | 20 | 25 | 15 | 30 | 25 | 25 | 30 | 30 | 35 | 25 | 35 | 40 | 35 | 40 | 45 | 45 | 30 |
| M50 KN BR | mm | 5 | 5 | 3 | 5 | 5 | 5 | 3 | 5 | 4 | 5 | 5 | 7 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 6 | 5 | 4 | 5 | 6 | 6 | 4 | 6 | 6 | 7 | 6 | 8 | 8 | 7 |
| M51 KN LBIND | *10 | 40 | 50 | 50 | 50 | 40 | 50 | 50 | 40 | 75 | 50 | 40 | 36 | 60 | 50 | 40 | 60 | 50 | 60 | 60 | 50 | 40 | 63 | 30 | 50 | 50 | 63 | 60 | 50 | 58 | 63 | 58 | 67 | 50 | 67 | 56 | 56 | 43 |
| M52 KN FARBE Rk | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 |
| M53 KZ LA | mm | 5 | 5 | 3 | 5 | 3 | 5 | 2 | 4 | 7 | 5 | 4 | 6 | 8 | 4 | 4 | 8 | 5 | 6 | 7 | 5 | 2 | 6 | 2 | 7 | 4 | 7 | 6 | 5 | 8 | 5 | 8 | 8 | 7 | 8 | 7 | 9 | 5 |
| M54 KZ WI | | 10 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 0 | 10 | 10 | 0 | 20 | 10 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 10 | 10 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 10 | 10 | 0 | 0 | 10 | 0 |
| M55 KR FO SI | | 28 | 32 | 6 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 32 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 32 | 32 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 32 | 28 | 28 | 6 | 28 | 28 | 28 | 6 | 28 |
| M56 KR LA | mm | 15 | 25 | 10 | 20 | 20 | 20 | 15 | 20 | 25 | 20 | 20 | 25 | 25 | 20 | 20 | 20 | 20 | 25 | 25 | 20 | 20 | 20 | 15 | 25 | 20 | 20 | 20 | 25 | 20 | 20 | 25 | 30 | 30 | 35 | 35 | 30 | 20 |
| M57 KR BR | mm | 15 | 25 | 10 | 25 | 20 | 20 | 15 | 20 | 20 | 20 | 15 | 25 | 25 | 20 | 20 | 20 | 20 | 25 | 25 | 20 | 20 | 20 | 15 | 25 | 20 | 20 | 20 | 25 | 20 | 20 | 25 | 30 | 30 | 30 | 35 | 35 | 25 |
| M58 KR LBIND | *10 | 10 | 10 | 10 | 8 | 10 | 10 | 10 | 10 | 13 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 12 | 10 | 9 | 8 |
| M59 ST AN | mm | 7 | 10 | 7 | 8 | 6 | 7 | 10 | 7 | 9 | 11 | 10 | 8 | 9 | 8 | 9 | 8 | 9 | 8 | 8 | 8 | 7 | 7 | 5 | 10 | 7 | 8 | 8 | 8 | 9 | 12 | 11 | 13 | 9 | 12 | 12 | 13 | 12 |
| M60 ST FI | mm | 10 | 24 | 6 | 16 | 12 | 14 | 6 | 12 | 16 | 24 | 24 | 16 | 16 | 12 | 14 | 16 | 12 | 16 | 18 | 14 | 12 | 12 | 14 | 22 | 14 | 18 | 14 | 14 | 16 | 10 | 16 | 18 | 20 | 20 | 24 | 16 | 14 |
| M61 NA LA | mm | 42 | 56 | 35 | 49 | 42 | 49 | 42 | 42 | 63 | 56 | 49 | 63 | 63 | 56 | 49 | 56 | 56 | 56 | 63 | 49 | 49 | 42 | 49 | 56 | 56 | 56 | 63 | 63 | 63 | 49 | 70 | 70 | 70 | 70 | 70 | 70 | 56 |
| M62 NA NAA | mm | 4 | 5 | 3 | 5 | 3 | 5 | 2 | 4 | 3 | 4 | 3 | 5 | 4 | 5 | 4 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 3 | 6 | 4 | 4 | 4 | 6 | 4 | 4 | 5 | 6 | 8 | 6 | 6 | 8 | 6 |
| M63 AUTOGAM | | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 5 | 5 | 10 | 5 | 10 | 5 | 5 | 0 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 5 | 5 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M64 FK BH | hir 1/qmm | 5 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 5 | 0 | 0 | 2 | 2 | 5 | 0 | 0 |
| M65 FK BH | dru 1/qmm | 5 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 5 | 0 | 2 | 0 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| M66 FK LA | mm | 12 | 12 | 9 | 12 | 9 | 12 | 9 | 12 | 12 | 15 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 9 | 9 | 9 | 9 | 6 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 15 | 9 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 9 | 9 |
| M67 SA BH | hir 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 |
| M68 SA FARBE Sb | | 25 | 5 | 25 | 15 | 10 | 15 | 20 | 20 | 10 | 0 | 10 | 25 | 10 | 10 | 20 | 20 | 15 | 15 | 10 | 20 | 5 | 20 | 20 | 25 | 10 | 10 | 10 | 15 | 5 | 20 | 5 | 10 | 10 | 5 | 0 | 5 | 0 |
| M69 SA FARBE Sm | | 20 | 5 | 25 | 15 | 10 | 20 | 25 | 20 | 10 | 0 | 10 | 25 | 15 | 15 | 10 | 20 | 20 | 20 | 10 | 20 | 5 | 25 | 20 | 25 | 10 | 10 | 10 | 15 | 15 | 20 | 5 | 0 | 0 | 5 | 0 | 5 | 0 |
| M70 SA FARBE P | | 10 | 5 | 5 | 0 | 0 | 5 | 15 | 0 | 5 | 0 | 0 | 5 | 5 | 15 | 5 | 5 | 0 | 10 | 0 | 10 | 5 | 5 | 15 | 15 | 0 | 15 | 10 | 0 | 5 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M71 SA LA | dm | 7 | 10 | 6 | 10 | 13 | 13 | 10 | 13 | 13 | 10 | 10 | 13 | 10 | 13 | 10 | 10 | 10 | 13 | 13 | 10 | 13 | 10 | 10 | 10 | 13 | 14 | 12 | 5 | 13 | 13 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 |
| M72 SA INFFO | | 10 | 14 | 12 | 10 | 14 | 14 | 10 | 12 | 10 | 12 | 10 | 12 | 12 | 10 | 12 | 10 | 12 | 10 | 8 | 10 | 12 | 10 | 12 | 10 | 10 | 10 | 10 | 12 | 14 | 10 | 10 | 12 | 14 | 10 | 12 | 14 | 14 |
| M74 SA BS FO | | 20 | 20 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 20 | 10 | 10 | 10 | 20 | 20 | 20 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 |
| M75 RF BH | hir 1/qmm | 5 | 5 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 5 | 0 | 0 | 5 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M76 RF BH | dru 1/qmm | 5 | 5 | 2 | 5 | 2 | 5 | 5 | 5 | 8 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 8 | 2 | 5 | 5 | 8 | 8 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 |
| M77 RF LA | mm | 25 | 30 | 25 | 30 | 30 | 25 | 30 | 30 | 25 | 30 | 25 | 25 | 35 | 25 | 40 | 35 | 40 | 35 | 35 | 30 | 20 | 20 | 25 | 30 | 20 | 25 | 25 | 30 | 30 | 20 | 35 | 30 | 30 | 35 | 30 | 40 | 35 |
| M78 RF BR | mm | 6 | 6 | 6 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 6 | 7 | 5 | 7 | 7 | 7 | 7 | 6 | 7 | 7 | 6 | 6 | 7 | 7 | 8 | 7 | 9 | 4 | 9 | 9 | 9 | 11 | 9 |
| M79 RF LBIND | *10 | 42 | 50 | 42 | 43 | 43 | 36 | 43 | 43 | 36 | 43 | 36 | 36 | 50 | 36 | 67 | 50 | 80 | 50 | 50 | 43 | 29 | 33 | 36 | 43 | 33 | 42 | 36 | 43 | 38 | 29 | 39 | 75 | 33 | 39 | 33 | 36 | 39 |

Bei der Berechnung der Euklidischen Distanzen wird nach der Formel

$$d_{kl}^2 = \frac{1}{m}\sum_{i=1}^{m}(w_{ik}-w_{il})^2$$

der metrische Abstand der Sippen im m-dimensionalen Merkmalsraum berechnet. In dieser Formel bezeichnet

$d_{kl}$: Abstandkoeffizient zwischen den Sippen k und l

m : Anzahl der berücksichtigten Merkmale

$w_{ik}$: Merkmalswert des i-ten Merkmals der Sippe k

$w_{il}$: Merkmalswert des i-ten Merkmals der Sippe l

Die Sippen, die aufgrund der so berechneten Abstandskoeffizienten den geringsten metrischen Abstand zueinander aufweisen, werden iterativ zu Gruppen zusammengefaßt.
Als Ergebnis einer Hauptkomponentenanalyse erhält man anstelle der ursprünglich in die Analyse eingegangenen Merkmale eine Merkmalsreduktion, indem die Merkmalswerte hoch korrelierender Merkmale zu Faktoren vereinigt werden. Durch Darstellung der Faktorenwerte der Sippen in einem Streudiagramm können komplexe Ähnlichkeitsbeziehungen, die sich aus der ursprünglichen Merkmalsmatrix ergeben, visualisiert werden.
Nach einer Hauptkomponentenanalyse können die betrachteten Merkmale auf 10 Faktoren reduziert werden. Das Streudiagramm der Sippen für die zwei ersten Faktoren, die aufgrund einer Reihung der Faktoren nach ihrem Anteil an der Gesamtvariation den höchsten Informationsgehalt haben, ist in Abb. 11 dargestellt. Die aufgrund des Verfahrens nach Euklidischen Distanzen berechnete und nach dem Verfahren von Ward (Wishart 1978) ermittelte Gruppierung ist in Abb. 12 in das Streudiagramm für die Faktoren 1 und 2 projiziert. Ferner ist die Gruppierung mit den Abstandskoeffizienten in Form eines Dendogramms in Abb. 13 dargestellt. Es lassen sich bei dieser Klassifikation 3 Gruppen unterscheiden. Die Gruppen 1 und 2 werden von Oenothera nutans-Sippen gebildet, die 3. Gruppe repräsentiert die Oenothera grandiflora-Sippen. Bezüglich der hier betrachteten Merkmale hebt sich die Oenothera grandiflora-

Gruppe von den Oenothera nutans-Gruppen deutlich ab, während die Unterschiede zwischen den Oenothera nutans-Sippen geringer sind.

Zur Gruppe 1 gehören nach dieser Klassifikation die Sippen Horseheads 2, Marienville 3, Whitmer 1, Elkins 1, Bear Den Overlook, Elkins 2, Whitmer 2, Mt Pisgah, Boone 1/1, Boone 1/3, Boone 1/5, Boone 2, Boone 4, Mitchell, Coudersport 1, Dolly Sods, Klingmans Dome.

Zur Gruppe 2 gehören die Sippen Wymer, Seneca Creek, Pipers Gap, Boone 3, Grandfather Mtn 1, Grandfather Mtn 2, Deer Lick Gap, Maggies Valley, Great Sm Mts 1, Great Sm Mts 2, Highlands 1, Highlands 2.

Die 3. Gruppe wird von den Oenothera grandiflora-Sippen gebildet.

Die Berechnung der Gruppendurchschnittswerte für die einzelnen Merkmale und der Vergleich dieser Werte zwischen den Gruppen läßt unter Berücksichtigung der Streuung Aussagen über die diskriminierenden Eigenschaften der betrachteten Merkmale zu. Bedingt durch die enge Verwandtschaft der untersuchten Sippen und die leichte mutagene Beeinflußbarkeit der betrachteten Merkmale, streuen die meisten Merkmale so stark, daß sie einzeln betrachtet zur Charakterisierung der Gruppen keinen großen Beitrag leisten. Die Merkmale, die einen relevanten diskriminativen Beitrag leisten, sind in Tab. 6 zusammengestellt. Es zeigt sich, daß es auch hier kein Merkmal gibt, welches allein gruppencharakterisierende Eigenschaft hat. Für die Gruppen sind jeweils die mittleren Merkmalsausprägungen und ihre Streuung innerhalb einer Gruppe berechnet. Tab. 6 zeigt, daß z. B. die Merkmale, die die Blütengröße beschreiben (M 49; M 56; M 57; M 59; M 62) gut diskriminierend sind. So liegt die durchschnittliche Knospenlänge in der Gruppe 1 bei 22,6 mm $\pm$ 5 mm, in der Gruppe 2 bei 27,3 mm $\pm$ 3,9 mm und in der Gruppe 3 bei 38,6 mm $\pm$ 5,6 mm. Entsprechende Werte erhält man für die Kronblattgröße (M 56; M 57;), die Antherengröße (M 59) und die Länge der Narbenäste (M 62). Die durchschnittlichen Merkmalswerte, die die Knospenform (lorat: 10) (lanceolat: 15) kodieren, zeigen, daß in der Gruppe 1 überwiegend Sippen zu finden

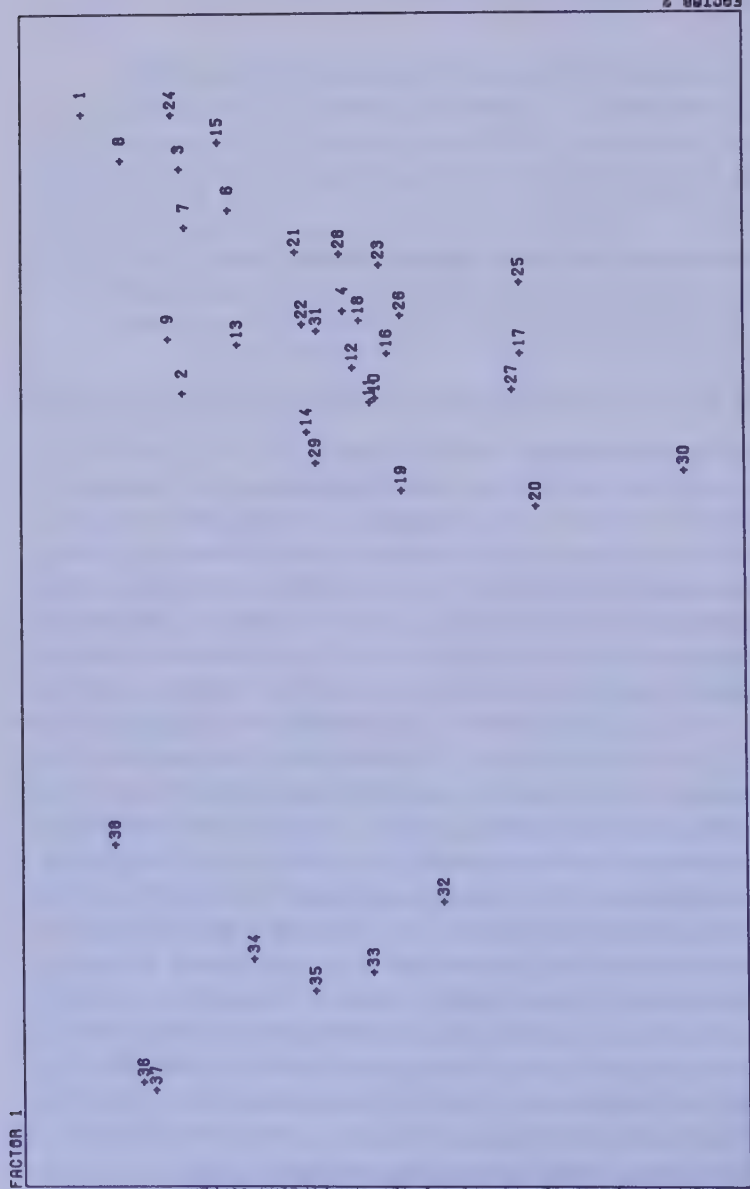


Abb. 11: Streudiagramm der Projektion von Oenothera nutans-Sippen (Nr. 1 bis 31) und Oenothera grandiflora-Sippen (Nr. 32 bis 38) in die durch die zwei ersten Faktoren der Hauptkomponentenanalyse aufgespannte Ebene

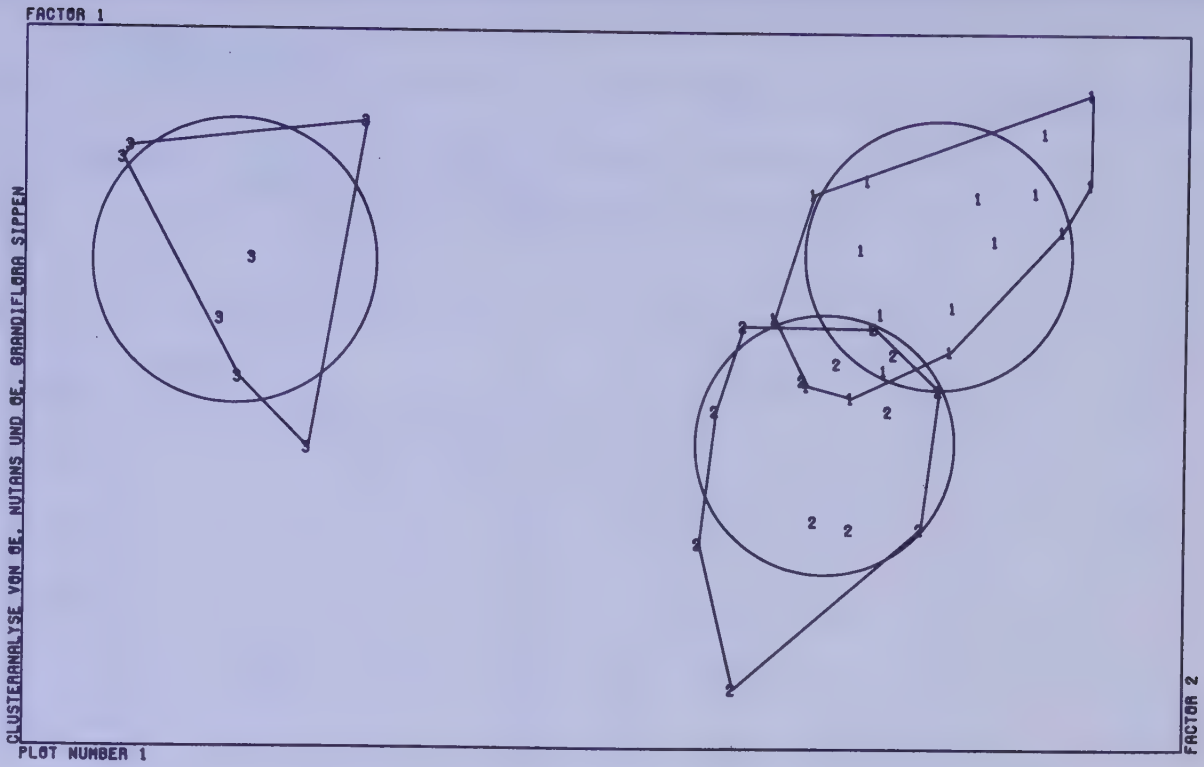


Abb. 12: Die Gruppierung der Sippen nach Euklidschen Distanzen und die Projektion der Gruppen (1 bis 3) in die zweifaktorielle Ebene; Zentrum der Kreise: Gruppenmittelwert, Kreis: mittlere Streuung der Faktorenwerte; Positionen der Sippen wie in Abb. 11

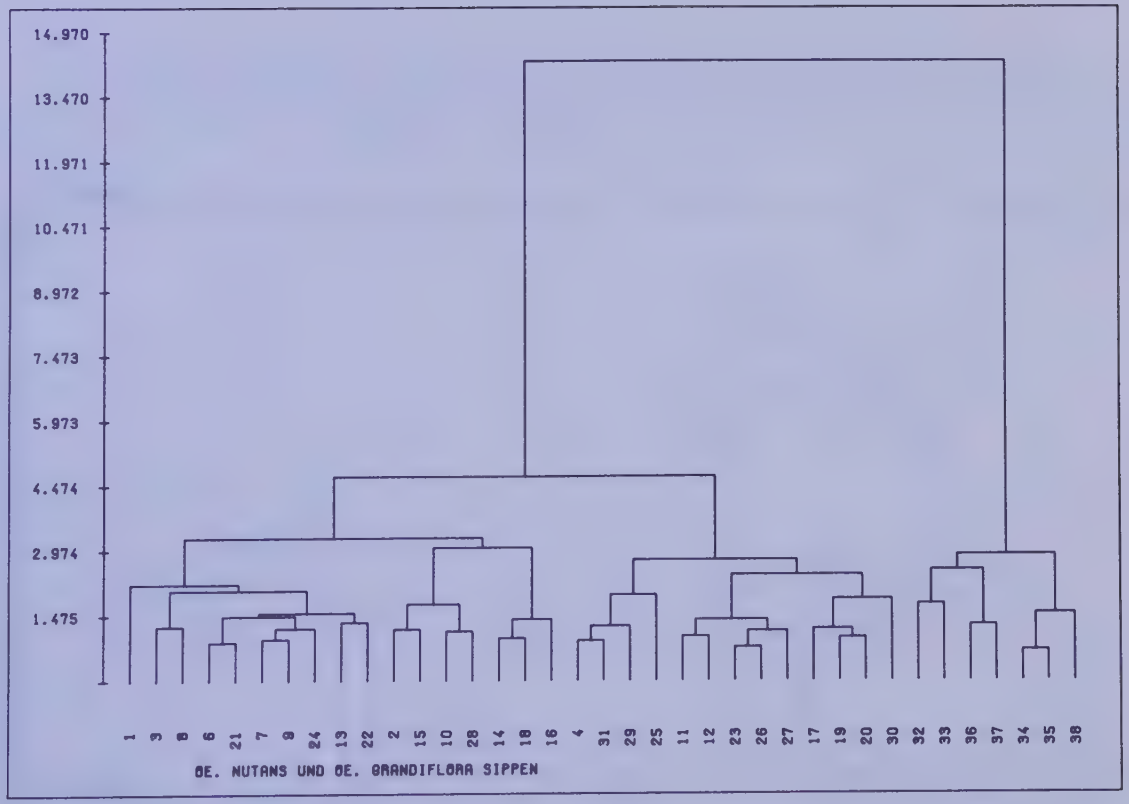


Abb. 13: Darstellung der Ähnlichkeit der Oenothera nutans-Sippen (Nr. 1 bis 31) und der Oenothera grandiflora-Sippen (Nr. 32 bis 38) als Dendogramm; y-Koordinate: Abstandkoeffizient zwischen den Sippen

Tab. 6: Gruppendiskriminierende Merkmale, ihre Gruppendurchschnittswerte M und die Streuung s innerhalb der Gruppen. Gruppe 1 und Gruppe 2: Oenothera nutans-Sippen, Gruppe 3: Oenothera grandiflora-Sippen; Merkmale nach Übersicht 1

| Merkmal | Gruppe 1 M | Gruppe 1 s | Gruppe 2 M | Gruppe 2 s | Gruppe 3 M | Gruppe 3 s |
|---|---|---|---|---|---|---|
| M 3 RB LA | 17.3 | 1.3 | 20.1 | 1.4 | 17.6 | 3.2 |
| M 5 RB LBIND | 4.3 | 0.6 | 4.6 | 1.0 | 3.3 | 0.5 |
| M 6 RB FARBE Mac | 15.9 | 7.7 | 20.4 | 4.3 | 5.7 | 7.3 |
| M 8 SB BH SO stri | 1.6 | 1.3 | 0.6 | 1.0 | 0.0 | 0.0 |
| M 9 SB BH SO vill | 0.7 | 0.9 | 1.7 | 0.8 | 4.1 | 1.4 |
| M11 SB BH NO vill | 0.8 | 1.0 | 0.9 | 1.0 | 4.1 | 1.4 |
| M13 SB BH RA vill | 0.2 | 0.6 | 0.5 | 0.9 | 4.1 | 1.4 |
| M14 SB BH SU vill | 3.2 | 1.5 | 2.9 | 1.4 | 5.0 | 0.0 |
| M16 SB BH NU vill | 3.1 | 1.5 | 2.5 | 1.1 | 6.7 | 1.6 |
| M23 SB LBIND | 3.6 | 0.8 | 3.7 | 0.8 | 5.6 | 3.7 |
| M25 OB BH SO stri | 1.4 | 1.4 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| M25 OB BH SO vill | 0.9 | 1.0 | 2.6 | 1.8 | 2.3 | 2.1 |
| M28 OB BH NO stri | 1.4 | 0.9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| M29 OB BH NO vill | 0.6 | 0.9 | 2.1 | 1.0 | 2.7 | 2.3 |
| M31 OB BH RA stri | 1.5 | 0.9 | 0.6 | 1.0 | 0.0 | 0.0 |
| M32 OB BH RA vill | 0.6 | 0.9 | 1.1 | 1.0 | 3.3 | 1.6 |
| M39 OB LA | 5.8 | 0.7 | 6.0 | 0.0 | 4.7 | 1.6 |
| M40 OB BR | 15.3 | 5.7 | 11.2 | 2.2 | 10.7 | 1.9 |
| M42 OB Farbe R | 4.1 | 5.4 | 6.5 | 6.6 | 0.0 | 0.0 |
| M48 KN FO | 12.1 | 2.5 | 15.0 | 0.0 | 15.0 | 0.0 |
| M49 KN LA | 22.6 | 5.0 | 27.3 | 3.9 | 38.6 | 5.6 |
| M56 KR LA | 19.7 | 4.1 | 21.5 | 2.4 | 29.3 | 5.3 |
| M57 KR BR | 19.4 | 3.9 | 21.5 | 3.2 | 30.0 | 4.1 |
| M59 ST AN | 7.9 | 1.4 | 8.7 | 1.5 | 11.7 | 1.4 |
| M62 NA NA | 3.9 | 0.9 | 4.5 | 0.9 | 6.4 | 1.1 |
| M63 AUTOGAM | 8.8 | 2.2 | 8.1 | 3.3 | 0.0 | 0.0 |
| M69 SA FARBE Sm | 16.2 | 6.7 | 15.0 | 7.1 | 2.1 | 2.0 |
| M70 SA FARBE Sb | 6.8 | 5.0 | 4.6 | 5.6 | 0.0 | 0.0 |
| M71 SA INFO | 10.9 | 2.2 | 11.1 | 2.4 | 15.0 | 0.0 |
| M73 SA BS FO | 13.5 | 5.0 | 10.0 | 0.0 | 10.0 | 0.0 |
| M77 RF BR | 6.6 | 0.6 | 6.8 | 0.6 | 8.6 | 2.1 |

sind, die einen loraten Knospenumriß haben, während sich alle Sippen aus den Gruppen 2 und 3 durch eine lanceolate Knospenumrißform auszeichnen. Die Sippen der Gruppe 1 weisen gelegentlich eine strigose Blattbehaarung auf (M 8; M 25; M 28), während die Sippen der Gruppen 2 und 3 in den untersuchten Blattbereichen ausschließlich villos behaart sind. Die Brakteen der Sippen aus Gruppe 1 sind im Durchschnitt breiter als die der Sippen der Gruppen 2 und 3; die Verzweigung an der Basis der Sproßachse ist stärker ausgebildet. Noch deutlicher setzt sich die Oenothera grandiflora-Gruppe von den zwei Oenothera nutans-Gruppen ab. So ist bei ihr generell die villose Behaarung intensiver ausgeprägt. Der Rötungsfaktor Rubens konnte bei den untersuchten Oenothera grandiflora-Sippen in den Brakteen nicht gefunden werden, während er bei den Oenothera nutans-Sippen meist auch im Brakteenbereich noch schwach ausgeprägt ist. Während bei fast allen Oenothera nutans-Sippen aufgrund der Anordnung der Antheren und des Griffels in der geschlossenen Knospe eine Selbstbestäubung zumindest möglich erscheint, ist dies bei den Oenothera grandiflora-Sippen ausgeschlossen (M 63). Auch die Färbung der Sproßachse ist nur gelegentlich ausgebildet, während sie bei den Oenothera nutans-Sippen meist recht intensiv ist. Dasselbe gilt für den P-Faktor, der bei den untersuchten Oenothera grandiflora-Sippen gar nicht auftritt, bei Oenothera nutans gelegentlich zu finden ist.

### 3.6. Zytologische Untersuchungen an Kreuzungen

Zytologische Untersuchungen an künstlichen Bastarden werden dann durchgeführt, wenn die Diakinesekonfiguration für die Typunterscheidung der aus Kreuzungen hervorgehenden Bastarde notwendig ist, weil die Merkmalsunterschiede gering sind. Ferner, wenn geprüft werden soll, ob es sich bei einem Bastard um eine strukturell heterozygotische Pflanze handelt, wie es bei den Kreuzungen mit dem $^{G}$albicans-Komplex zur Prüfung auf Selbstinkompatibilität erforderlich ist.

Liegen genügend verschiedene Untersuchungen an Kreuzungen von Oenothera-Sippen mit bekannter Segmentanordnung mit einer

Tab. 7: Diakinese-Konfigurationen der zytologisch analysierten Bastarde

| Oe. nutans-Komplex | Partnerkomplex | Konfiguration |
|---|---|---|
| alpha Horseheads 2 | alpha Highlands 2 | 14 |
| beta Horseheads 2 | $^{h}$purpurata | 8,3x2 |
| alpha Mitchell | $^{h}$purpurata | 6,4,2x2 |
| beta Mitchell | $^{h}$purpurata | 8,3x2 |
| alpha Mt Pisgah | $^{h}$purpurata | 4,4,3x2 |
| | $^{G}$albicans | 14 |
| | beta Mitchell | 12,2 |
| | beta Cambridge | 8,4,2 |
| | beta Baltimore | 8,4,2 |
| | beta Lawrenceville | 12,2 |
| | rubens | 14 |
| | beta Littleton 1 | 6,4,2x2 |
| | beta Coudersport 1 | 12,2 |
| | alpha Great Sm Mts 1 | 8,3x2 |
| beta Mt Pisgah | $^{G}$albicans | 12,2 |
| | beta Mitchell | 8,3x2 |
| | beta Littleton 1 | 6,2x4 |
| | alpha Birch Tree 2 | 6,4,2x2 |
| alpha Wagon Road Gap | $^{h}$purpurata | 3x4,2 |
| beta Wagon Road Gap | $^{h}$purpurata | 8,3x2 |
| alpha Highlands 1 | $^{h}$purpurata | 3x4,2 |
| beta Highlands 1 | $^{h}$purpurata | 8,3x2 |
| beta Highlands 2 | $^{h}$purpurata | 8,3x2 |
| beta Great Sm Mts 2 | $^{h}$purpurata | 8,4,2 |
| alpha Boone 1/1 | $^{h}$purpurata | 8,4,2 |
| alpha Boone 4 | $^{h}$purpurata | 2x4,3x2 |
| | $^{G}$albicans | 14 |
| beta Boone 4 | $^{h}$purpurata | 3x4,2 |
| beta Boone 1/5 | alpha Horseheads 2 | 14 |
| alpha Boone 2 | $^{h}$purpurata | 12,2 |
| | $^{G}$albicans | 14 |
| beta Boone 2 | $^{h}$purpurata | 8,3x2 |
| | $^{G}$albicans | 12,2 |

Tab. 7: Fortsetzung

| Oe. nutans-Komplex | Partnerkomplex | Konfiguration |
|---|---|---|
| alpha Boone 3 | $^{h}$purpurata | 3x4,2 |
| beta Boone 3 | $^{h}$purpurata | 12,2 |
| alpha Marienville 3 | $^{h}$purpurata | 6,4,2x2 |
| beta Marienville 3 | $^{h}$purpurata | 8,3x2 |
| alpha Coudersport 1 | $^{h}$hookeri Standard | 10,2x2 |
| | $^{h}$purpurata | 8,3x2 |
| beta Coudersport 1 | $^{h}$purpurata | 8,3x2 |
| alpha Great Sm Mts 1 | $^{h}$purpurata | 6,4,2x2 |
| | $^{G}$albicans | 14 |
| | flavens Standard | 8,3x2 |
| | alpha Birch Tree 2 | 6,4,2x2 |
| | beta Birch Tree 2 | 12,2 |
| | alpha Baltimore | 12,2 |
| | beta Lawrenceville | 14 |
| | beta Littleton 1 | 6,4x2 |
| alpha Pipers Gap | beta Cambridge 2 | 10,2x2 |
| | alpha Cambridge 2 | 2x6,2 |
| | beta Elma 5 | 14 |
| | flavens Standard | 4,5x2 |
| | $^{G}$albicans | 6,8 |
| | beta Littleton 1 | 12,2 |
| beta Pipers Gap | beta Cambridge 2 | 14 |
| | beta Littleton 1 | 12,2 |
| | beta Birch Tree 3 | 10,2x2 |
| | $^{G}$albicans | 14 |
| alpha Seneca Creek | $^{h}$purpurata | 10,2x2 |
| alpha Elkins 1 | $^{h}$purpurata | 6,4,2x2 |
| beta Elkins 2 | $^{h}$hookeri Standard | 10,2x2 |
| alpha Whitmer 1 | $^{h}$hookeri Standard | 10,2x2 |
| alpha Whitmer 2 | $^{h}$hookeri Standard | 12,2 |

Oenothera nutans-Sippe bzw. mit einem nutans-Komplex vor, so kann die Anordnung der Chromosomenenden dieses Komplexes ermittelt werden. Dies gelang im Rahmen dieser Arbeit für drei Oenothera nutans-Komplexe. Die Auswertung der zytologischen Daten erfolgt nach der von Wasmund (1980) entwickelten kombinatorischen Methode.
Die für diese Arbeit relevanten Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen an Bastarden sind in Tab. 7 zusammengestellt. Die ermittelten chromosomalen Endenanordnungen lauten:

| | |
|---|---|
| alpha Mt Pisgah | 1·4 3·2 5·8 7·10 9·6 11·12 13·14 |
| alpha Pipers Gap | 1·4 3·5 2·6 7·8 9·10 11·12 13·14 |
| alpha Great Sm Mts 1 | 1·4 3·2 5·13 7·6 9·8 11·12 10·14 |

Wie zytologische Untersuchungen an alpha·alpha Bastarden zwischen verschiedenen Oenothera nutans-Sippen zeigen, muß es nicht sein, daß die alpha-Komplexe so ähnlich wie hier in ihrer Segmentanordnung sind. So treten Abweichungen auf, die sogar die Bildung eines 14er-Ringes zwischen verschiedenen alpha-Komplexen ermöglichen (Tab. 7).

### 3.7. Kreuzungen zwischen Oenothera nutans-Sippen

Die $F_1$ aus Kreuzungen zwischen den Sippen zeigt, daß die Mechanismen der Homozygoteneliminierung, wie sie bei Selbstungen wirken, bei Bastardierungen meist nicht wirksam sind. Es treten in der Regel bei Kreuzung verschiedener Oenothera nutans-Sippen untereinander mehr als nur ein Typ auf, allerdings sind meist auch die theoretisch möglichen 4 Typen nicht vertreten.
Die Unterscheidung der Typen erfolgt anhand von Markierungsfaktoren. Stichprobenweise werden die auftretenden Typen zytologisch kontrolliert (Tab. 7).
Ein in der Ontogenese der Sippen früh auftretendes, auffälliges typunterscheidendes Merkmal ist das Maculans-Merkmal, welches bei den Oenothera nutans-Komplexen teilweise stark ausgeprägt ist. Die Intensität der Ausprägung schwankt zwischen den Komplexen. Bei den Kreuzungen Mt Pisgah x Wagon Road Gap, Mt Pisgah x Dolly Sods und Mt Pisgah x Seneca Creek machen sich additive

Tab. 8: Bastardierungen zwischen verscheidenen Oenothera nutans-Sippen; Markierungsmerkmale und ihre Verteilung in den Komplexverbindungen

| Kreuzung | | Anbau-Nr. | Komplexverbindung alpha·alpha | alpha·beta | beta·alpha | beta·beta |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Horseheads 2 | x Boone 1/5 | 618 | Mac+; R- | Mac-; R | -- | -- |
| | x Highlands 2 | 617 | Mac++; hH | Mac+; DH | -- | -- |
| Elkins 1 | x Horseheads 2 | 661 | -- | Mac-- | -- | -- |
| | x Wymer | 673 | -- | Mac | -- | -- |
| | x Laurel Fork | 675 | mac | Mac- | -- | -- |
| | x Dolly Sods | 674 | mac | Mac- | -- | Mac |
| | x Seneca Creek | 672 | -- | Mac | -- | -- |
| | x Pipers Gap | 671 | Mac | mac | -- | -- |
| | x Boone 1/5 | 668 | -- | Mac | -- | -- |
| | x Boone 1/1 | 666 | Mac+ | Mac | -- | -- |
| | x Boone 2 | 669 | -- | Mac-- | -- | -- |
| | x Boone 4 | 667 | -- | mac | -- | -- |
| | x Mitchell | 662 | Mac- | mac | -- | -- |
| | x Mt Pisgah | 663 | -- | Mac- | -- | -- |
| | x Wagon Road Gap | 664 | Mac; R+ | Mac; R | -- | -- |
| | x Great Sm Mts 1 | 670 | mac; Rks | Mac; rks | -- | -- |
| | | | Mac; Rks | -- | -- | -- |
| | x Highlands 2 | 665 | Mac | Mac- | -- | -- |
| Dolly Sods | x Great Sm Mts 1 | 680 | mac; Rks | Mac; rks | -- | -- |
| | | | Mac; Rks | -- | -- | -- |
| Seneca Creek | x Horseheads 2 | 650 | -- | Mac-; R | -- | Mac; R-- |
| | x Wymer | 659 | Mac- | Mac | Mac+; DH | -- |
| | x Dolly Sods | 660 | Mac; R+ | Mac; R- | -- | -- |
| | x Pipers Gap | 658 | Mac | Mac- | -- | -- |
| | x Boone 1/1 | 654 | -- | Mac | Mac+ | -- |
| | x Boone 1/5 | 656 | -- | Mac | -- | Mac+ |
| | x Boone 4 | 655 | -- | Mac; R | -- | Mac; R- |
| | x Mt Pisgah | 651 | -- | Mac; R | -- | Mac; R- |
| | x Wagon Road Gap | 652 | -- | Mac; R | -- | Mac; R-- |

Tab. 8: Fortsetzung

| Kreuzung | | Anbau-Nr. | alpha·alpha | alpha·beta | beta·alpha | beta·beta |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Seneca Creek | x Great Sm Mts 1 | 658 | Mac; Rks; hH | Mac; rks | -- | Mac+; rks |
| | | | Mac+; Rks; DH | -- | -- | -- |
| | x Highlands 2 | 653 | Mac+; R | Mac; R | -- | Mac; R- |
| Pipers Gap | x Horseheads 2 | 642 | -- | Mac | -- | -- |
| | x Boone 1/1 | 648 | R+ | R-; kB | -- | -- |
| | x Boone 4 | 649 | Mac; s | Mac; S | -- | -- |
| | x Wagon Road Gap | 645 | Mac; Sb++; R | Mac; acu;Sb; R+ Sb; Mac; R+ | | -- |
| | x Great Sm Mts 2 | 647 | Mac; S | Mac; s | -- | Mac; S; hH |
| Boone 1/1 | x Horseheads 2 | 630 | -- | Mac; R | -- | r; Mac-- |
| | x Boone 1/5 | 633 | -- | Mac+ | -- | Mac |
| | x Mitchell | 631 | -- | Mac; R | -- | -- |
| | x Mt Pisgah | 632 | -- | Mac; R | -- | r; sB |
| | x Great Sm Mts | 634 | Rkst | rks; Mac+ | Rks- | rks; R+ |
| Boone 2 | x Boone 1/1 | 637 | Mac; Sb+; R | Mac; R- | Mac; Sb+; R+ | Mac; Sb; r |
| | x Boone 1/5 | 638 | -- | Mac | -- | -- |
| | x Great Sm Mts 1 | 639 | Mac-; Rks | -- | -- | -- |
| | | | Mac; Rks | -- | -- | -- |
| Mt Pisgah | x Coudersport 1 | 621 | Mac; hH; sB | Mac; DH; R; bB | Mac; R+ | -- |
| | x Laurel Fork | 627 | mac | Mac | -- | Mac- |
| | x Elkins 1 | 624 | Mac | Mac+ | -- | Mac |
| | x Whitmer 1 | 625 | -- | Mac+ | -- | -- |
| | x Dolly Sods | 626 | -- | Mac++ | -- | -- |
| | x Seneca Creek | 623 | -- | Mac++ | -- | -- |
| | x Wagon Road Gap | 620 | Mac++ | Mac+ | Mac+; sB; | -- |
| | x Great Sm Mts 1 | 622 | Mac; Rks | Mac++;DH;R;rks | -- | -- |
| | | 622 | Mac-; Rks | Mac; DH; rks | -- | -- |
| Wagon Road Gap | x Mitchell | 628 | -- | Mac-; R++ | -- | -- |
| | x Mt Pisgah | 629 | -- | Mac+ | -- | -- |
| Great Sm Mts 1 | x Horseheads 2 | 640 | -- | Mac--; Rks | -- | Mac--; rks |
| | x Boone 1/1 | 641 | Mac; Rks+ | Mac; Rks- | -- | Mac; rks |

Merkmalsbezeichnungen vgl. Übersicht 2, Seite 28

Tab. 9: Verteilung der Komplexverbindungen bei Bastardierung zwischen verschiedenen Oenothera nutans-Sippen
Werte in Klammern: Standardabweichung Sigma größer als 11 %

| Kreuzung | | Anbau-Nr. | Komplexverbindungen Anteil in % | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | gesamt | alpha·alpha | alpha·beta | beta·alpha | beta·beta |
| Horseheads 2 | x Boone 1/5 | 618 | 20 | 20 | 80 | 0 | 0 |
| | x Highlands 2 | 617 | 24 | 42 | 58 | 0 | 0 |
| Elkins 1 | x Horseheads 2 | 661 | 20 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Wymer | 673 | 20 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Laurel Fork | 675 | 20 | 5 | 95 | 0 | 0 |
| | x Boone 1/1 | 666 | 23 | 4 | 96 | 0 | 0 |
| | x Pipers Gap | 671 | 36 | 14 | 86 | 0 | 0 |
| | x Boone 4 | 667 | 14 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Dolly Sods | 674 | 16 | 6 | 88 | 0 | 6 |
| | x Boone 2 | 669 | 32 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Seneca Creek | 672 | 36 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Boone 1/5 | 668 | 36 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Mitchell | 662 | 35 | 3 | 97 | 0 | 0 |
| | x Mt Pisgah | 663 | 34 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Great Sm Mts 1 | 670 | 32 | 94 | 6 | 0 | 0 |
| | x Wagon Road Gap | 664 | 4 | (25) | (75) | (0) | (0) |
| | x Highlands 2 | 665 | 33 | 15 | 85 | 0 | 0 |
| Dolly Sods | x Great Sm Mts 1 | 680 | 24 | 92 | 8 | 0 | 0 |
| Seneca Creek | x Horseheads 2 | 650 | 32 | 0 | 94 | 0 | 3 |
| | x Wymer | 659 | 20 | 5 | 70 | 5 | 0 |
| | x Boone 1/1 | 654 | 37 | 0 | 97 | 3 | 0 |
| | x Boone 4 | 655 | 40 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Dolly Sods | 660 | 24 | 25 | 75 | 0 | 0 |
| | x Pipers Gap | 658 | 34 | 18 | 82 | 0 | 0 |
| | x Boone 1/5 | 656 | 20 | 0 | 95 | 0 | 5 |
| | x Mt Pisgah | 651 | 34 | 0 | 97 | 0 | 3 |
| | x Great Sm Mts 1 | 658 | 35 | 86 | 6 | 0 | 9 |
| | x Wagon Road Gap | 652 | 32 | 0 | 94 | 0 | 6 |
| | x Highlands 2 | 653 | 38 | 0 | 76 | 16 | 5 |
| Pipers Gap | x Horseheads 2 | 642 | 12 | 0 | 100 | 0 | 0 |

Tab. 9: Fortsetzung

| Kreuzung | | Anbau-Nr. | ges | alpha·alpha | alpha·beta | beta·alpha | beta·beta |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Pipers Gap | x Boone 1/1 | 648 | 32 | 3 | 97 | 0 | 0 |
| | x Boone 4 | 649 | 33 | 15 | 85 | 0 | 0 |
| | x Wagon Road Gap | 645 | 36 | 0 | 94 | 0 | 0 |
| | x Great Sm Mts 2 | 647 | 5 | (60) | (20) | (0) | (20) |
| Boone 1/1 | x Horseheads 2 | 630 | 15 | 0 | 87 | 0 | 13 |
| | x Boone 1/5 | 633 | 16 | 0 | 94 | 0 | 6 |
| | x Great Sm Mts 1 | 634 | 33 | 73 | 9 | 3 | 15 |
| | x Mitchell | 631 | 10 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Mt Pisgah | 632 | 6 | (0) | (83) | (0) | (17) |
| Boone 2 | x Boone 1/5 | 638 | 7 | (0) | (100) | (0) | (0) |
| | x Boone 1/1 | 637 | 6 | (17) | (17) | (50) | (17) |
| | x Great Sm Mts 1 | 639 | 16 | 100 | 0 | 0 | 0 |
| Mt Pisgah | x Elkins 1 | 624 | 16 | 19 | 81 | 0 | 0 |
| | x Laurel Fork | 627 | 38 | 3 | 87 | 0 | 11 |
| | x Coudersport | 621 | 28 | 25 | 57 | 7 | 0 |
| | x Whitmer 1 | 625 | 28 | 0 | 89* | 0 | 0 |
| | x Dolly Sods | 626 | 8 | (0) | (88*) | (0) | (0) |
| | x Seneca Creek | 623 | 32 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| | x Wagon Road Gap | 620 | 6 | (33) | (50) | (17) | (0) |
| | x Great Sm Mts 1 | 622 | 42 | 55 | 43 | 0 | 0 |
| Wagon Road Gap | x Mitchell | 628 | 3 | (0) | (100) | (0) | (0) |
| | x Mt Pisgah | 629 | 4 | (0) | (100) | (0) | (0) |
| Great Sm Mts 1 | x Horseheads 2 | 640 | 32 | 0 | 94 | 0 | 6 |
| | x Boone 1/1 | 641 | 24 | 46 | 46 | 0 | 8 |

*) Bei diesen Kreuzungen traten in geringer Anzahl gestörte Typen auf, deren Komplexverbindung nicht bestimmbar war

Effekte in der Ausprägung des Merkmals bemerkbar. Die 4 Sippen zeigen bei Selbstung eine mehr oder weniger starke Fleckung (Tab. 5). Kreuzungen mit Komplexen, die den Maculans-Faktor nicht haben, zeigen, daß die starke Ausprägung meist auf Lokalisation in nur einem der beiden Oenothera nutans-Komplexe beruht. Bringt man diese Komplexe durch Kreuzung zusammen, so ist das Merkmal sowohl in der Intensität der Färbung als auch in der Größe der Flecken überproportional stark ausgeprägt. Teilweise greift es sogar auf die Sproßblätter im unteren und mittleren Bereich der Sproßachse über, was sonst in der Regel nicht beobachtet wird.

Weitere Merkmale, die im Laufe der Vegetationsperiode protokolliert werden können, lassen in der Regel eine eindeutige Bestimmung der Typen zu. Welchen Komplexverbindungen (alpha·alpha, alpha·beta, beta·alpha, beta·beta) die auftretenden Typen entsprechen, ergibt sich durch Vergleich mit weiteren Kreuzungen. Die aufgetretenen Komplexverbindungen mit den zu ihrer Bestimmung wesentlichen Faktoren sind in Tab. 8 zusammengestellt. Aus Tab. 9 sind die prozentualen Verteilungen ersichtlich, wobei die Gesamtzahl der ausgewerteten Pflanzen pro Kreuzung wegen der besseren Vergleichbarkeit gleich 100 % gesetzt wird. Es zeigt sich, daß im allgemeinen die Eizellen- bzw. Pollenaktivität der Oenothera nutans-Komplexe nicht gleichmäßig ausgebildet ist.

Auf einige Besonderheiten sei im Folgenden hingewiesen. Die alpha·beta-Typen treten immer auf, mit Ausnahme eines Falles. In Kreuzungen, in denen die Sippe Great Sm Mts 1 als väterlicher Elter Verwendung findet, sind alpha·beta-Typen in der Regel unterrepräsentiert. Dieses Phänomen zeigt sich in fast allen Kreuzungen mit der Sippe Great Sm Mts 1.
Darüber hinaus spaltet die Sippe Great Sm Mts 1 in Kreuzungen nach den beiden Merkmalen Rks und Mac auf. Diese Merkmale werden demnach ungekoppelt vererbt. Andererseits wird, wie die Kreuzungen mit $^{G}$albicans (Kap. 3.9.1.) zeigen, der Si-Faktor gekoppelt mit dem Rks-Faktor und dem DH-Faktor vererbt. Die Sippe Great Sm Mts 1 hat nach diesen Ergebnissen also zwei Kopplungsgruppen.

In einigen Fällen der hier getesteten Verbindungen mit den Sippen Horseheads 2, Mt Pisgah, Wagon Road Gap und Seneca Creek und Elkins 1 werden in der Eizelle teils ausschließlich, teils überwiegend nur alpha-Komplexe gefunden, beta-Komplexe sind nur in seltenen Fällen zu finden. Im Sinne der Heterogamie sind diese Sippen als fortschrittlich zu bezeichnen.

### 3.8. Kreuzungen zur synthetischen Rekonstruktion von Oenothera nutans

Die Bastardierungshypothese zur Erklärung der Entstehung von Oenothera nutans nach Cleland wurde anhand einer Reihe von Kreuzungen nachzuvollziehen versucht. Hierzu wurden sowohl einige in ihrem Vererbungsverhalten bekannte Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2-Sippen benutzt, als auch neue Oenothera biennis-Sippen, die vorwiegend aus dem bekannten Verbreitungsgebiet von Oenothera nutans-Sippen stammen (Tab. 10).
Benutzt man Oenothera biennis-2 als väterlichen Elter und Oenothera biennis-1 als Mutter, so können theoretisch BB-III-Verbindungen entstehen, die eine ähnliche genetische Konstitution haben sollten, wie Oenothera nutans. Diese Verbindungen entstehen auch in der Regel. Neben rein grünlaubigen BB-Verbindungen entsteht außerdem immer noch ein gewisser Prozentsatz gelbgescheckter BB-Verbindungen. Die Scheckung rührt von dem durch den Vater vererbten Plastom II her. Meist entstehen auch wenige AB-Verbindungen, nämlich dann, wenn von den zur Kreuzung benutzten Oenothera biennis-1-Sippen der A-Komplex durch die Eizelle, bzw. von Oenothera biennis-2 der A-Komplex durch den Pollen vererbt wird. Bei der Kreuzung 81/332 b trat eine AA-Verbindung auf.
Bei Kreuzungen mit den Sippen Birch Tree 2 und Cambridge 2 erhält man neben AB-Verbindungen nur gelbgrüne, wenig vitale, teils letale BB-Verbindungen. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Sippen Birch Tree 2 und Cambridge 2 Plastom II besitzen. Bei der Kreuzung Birch Tree 2 x Tonawanda 1 treten darüber hinaus noch BB-III/II-Verbindungen auf, was darauf hindeutet, daß die Sippe Tonawanda 1 Plastom III besitzt.

Tab. 10: Kreuzungen zur synthetischen Rekonstruktion von Oenothera nutans;
Komplexverbindungen aus Kreuzungen mit Oenothera biennis (bi 1; bi 2)
Werte in Klammern: Standardabweichung Sigma größer als 11 %

| Kreuzung | | Anbau-Nr. | gesamt | Komplexverbindung- Plastom Anteil in % | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | BB-III/II | BB-III | BB-II | AB-III/II | AB-II | AA-III |
| bi 1 Citronelle | x bi 2 Tonawanda 1 | 332a | 21 | 38 | 62 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | x bi 2 North Logan | 332b | 11 | (27) | (55) | (0) | (9) | (0) | (9) |
| | x bi 2 Hayward | 333 | 18 | (17) | (67) | (0) | (17) | (0) | (0) |
| bi 1 Watauga Co 1 | x bi 2 Tonawanda 1 | 334a | 11 | (45) | (55) | (0) | (0) | (0) | (0) |
| | x bi 2 North Logan | 334b | 19 | 11 | 79 | 0 | 11 | 0 | 0 |
| | x bi 2 Hayward | 335 | 15 | 13 | 87 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | x bi 2 Lawrenceville 3 | 336 | 32 | 0 | 97 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| | x bi 2 Tonawanda 1 | 337a | 16 | 0 | 31 | 0 | 63 | 6 | 0 |
| | x bi 2 Elma 5 | 337b | 12 | 17 | 75 | 0 | 8 | 0 | 0 |
| | x bi 2 North Logan | 337c | 5 | (0) | (40) | (0) | (60) | (0) | (0) |
| | x bi 2 Hayward | 337d | 10 | 20 | 30 | 0 | 50 | 0 | 0 |
| bi 1 Birch Tree 2 | x bi 2 Lawrenceville 3 | 338a | 40 | 8 | 0 | 93 | 0 | 0 | 0 |
| | x bi 2 Tonawanda 1 | 338b | 28 | 0 | 0 | 100 | 0 | 0 | 0 |
| | x bi 2 Elma 5 | 338c | 20 | 0 | 0 | 15 | 0 | 85 | 0 |
| | x bi 2 North Logan | 339 | 32 | 0 | 0 | 63 | 0 | 38 | 0 |
| | x bi 2 Hayward | 340 | 30 | 0 | 0 | 57 | 0 | 43 | 0 |
| bi 1 Cambridge 2 | x bi 2 North Logan | 341 | 19 | 0 | 0 | 63 | 0 | 37 | 0 |
| | x bi 2 Hayward | 342 | 26 | 0 | 0 | 69 | 0 | 31 | 0 |
| bi 1 Watauga Co 3 | x bi 1 Randolph Co | 375 | 20 | 0 | 40 | 0 | 55 | 0 | 5 |
| bi 1 Cambridge 2 | x bi 1 Citronelle | 743 | 26 | 85 | 0 | 0 | 15 | 0 | 0 |
| | x bi 1 Birch Tree | 744 | 4 | (0) | (0) | (75) | (0) | (25) | (0) |
| | x bi 1 Baltimore | 745 | 30 | 0 | 0 | 0 | 97 | 0 | 0 |
| bi 1 Baltimore | x bi 1 Citronelle | 747 | 8 | (0) | (75) | (0) | (0) | (25) | (0) |
| | x bi 1 Birch Tree | 748 | 8 | (26) | (50) | (0) | (24) | (0) | (0) |
| | x bi 1 Cambridge | 749 | 8 | (37) | (0) | (0) | (63) | (0) | (0) |

Die hier interessierenden BB-III-Verbindungen zeigen in der Regel mehr oder weniger große Unterschiede zu den uns bekannten Oenothera nutans-Sippen. Die Blütengröße ist meist relativ klein und die für die meisten Oenothera nutans-Sippen typische Sproßrötung ist nur oberflächlich ausgebildet. Die Verzweigung im Inflorescenzbereich ist in der Regel nicht so buschig wie bei den meisten Oenothera nutans-Sippen. Auch die Behaarung, vor allem im Inflorescenzbereich, unterscheidet sich von der von typischen Oenothera nutans-Sippen. Während diese im oberen Inflorescenzbereich kahl oder drüsig behaart sind, tritt bei den synthetischen BB-III-Verbindungen auch eine schwach strigose Behaarung auf. Die Brakteen im Gipfel sind meist aufrecht oder leicht zurückgeneigt, während sie bei Oenothera nutans immer nach innen geneigt sind. Übereinstimmungen, und damit die Bestätigung, daß es sich bei den durch Kreuzung erzeugten Verbindungen um BB-III-Verbindungen handelt, zeigt sich in der Ausbildung des Laubes, welches im Gegensatz zu Oenothera biennis-Typen deutlich breiter ist, sowie darin, daß in der Regel dieselben Phänotypen auch mit Scheckung von Plastom II auftreten. Die dem Oenothera nutans-Typ habituell ähnlichsten Verbindungen sind die aus den Kreuzungen 81/332 a, 81/335, 81/336 und 81/337 b hervorgegangenen BB-III-Verbindungen.
Die $F_2$ aus Selbstung von BB-III-Verbindungen wurde aus den Kreuzungen 81/336, 81/337a und aus der BB-III/II-Verbindung von 81/337 d angezogen. Die Pflanzen entsprechen phänotypisch den Verbindungen der $F_1$, spalten etwas und ähneln klein- bis mittelgroßblütigen Oenothera nutans-Sippen.

Eine weitere denkbare Möglichkeit der Entstehung von Oenothera nutans-Sippen wäre eine Bastardierung von Oenothera parviflora, eine BC-IV Verbindung, die auch im Verbreitungsgebiet von Oenothera nutans vorkommt, mit Oenothera biennis. Da Oenothera parviflora Plastom IV besitzt, ist die Genom-Plastom-Verbindung BB-III nach einer Kreuzung nur dann denkbar, wenn zumindest der väterliche Elter Plastom III hat. Dies ist überwiegend bei Oenothera biennis-1-Sippen der Fall, die gelegentlich ihren B-Komplex auch durch den Pollen vererben. Für die synthetische Rekonstruktion wurden neben Oenothera parviflora-Sippen, die di-

Tab. 11: Kreuzungen zur synthetischen Rekonstruktion von Oenothera nutans; Komplexverbindungen aus Kreuzungen von Oenothera parviflora (pa 1) mit Oenothera biennis (bi 1) und Oenothera grandiflora (gran)
Werte in Klammern: Standardabweichung Sigma größer als 11 %

| Kreuzung | | Anbau-Nr. | gesamt | Komplexverbindung-Plastom Anteil in % | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | BA-IV/II | BB-IV/III | BB-IV/II |
| pa 1 atrovirens | x bi 1 Swain Co | 376 | 16 | 100 | 0 | 0 |
| | x bi 1 Randolph Co | 377 | 11 | 91 | 9 | 0 |
| | x bi 1 Belleville | 378 | 18 | 89 | 11 | 0 |
| pa 1 Waldenburg | x bi 1 Swain Co | 379 | 16 | 100 | 0 | 0 |
| | x bi 1 Randolph Co | 380 | 15 | 80 | 20 | 0 |
| | x gran Monteagle | 381 | (7) | (0) | (100) | (0) |
| pa 1 silesiaca | x bi 1 Watauga Co | 383 | (7) | (100) | (0) | (0) |
| | x bi 1 Cambridge 2 | 384 | 13 | 100 | 0 | 0 |
| | x bi 2 Micaville | 385 | (12) | (0) | (75) | (25) |
| | x bi 2 Lawrenceville 3 | 386 | (5) | (40) | (60) | (0) |
| pa 1 Staunton 2 | x bi 2 Elma 5 | 767 | 16 | 13 | 0 | 87 |
| pa 1 Highlands | x bi 2 München | 768 | (8) | (25) | (0) | (75) |
| pa 1 Devils Garden | x bi 2 München | 771 | (8) | (75) | (0) | (25) |

rekt aus dem Verbreitungsgebiet stammen, in Europa eingebürgerte, seit langem im Institut kultivierte Sippen verwendet.
Die Ergebnisse der Kreuzungen sind in Tab. 11 zusammengestellt. Bei Kreuzungen von Oenothera parviflora mit Oenothera biennis-1 treten in überwiegender Zahl Oenothera biennis ähnliche Typen auf, die die genomische Komplex-Konstitution BA haben, keine Scheckungen zeigen und aufgrund des von der Mutter stammenden Plastoms IV überwiegend auch Plastom IV haben sollten. In Anteilen um 10 % - 20 % treten bei diesen Kreuzungen auch Oenothera nutans ähnliche BB-Typen auf, die gleichfalls mit Plastom IV ausgestattet sind. Diese Typen sind relativ schwach; meist zeigen sie, ähnlich wie bei den Kreuzungen Oenothera biennis 1 x Oenothera biennis-2 Merkmale, die sie deutlich von den bekannten Oenothera nutans-Sippen abgrenzen.
Typischen Oenothera nutans-Sippen ähnelnde BB-Verbindungen treten bei den Kreuzungen 81/380 und 81/381 auf. Die BB-Verbindungen dieser Kreuzungen wurden geselbstet. Es ergab sich hier bei Selbstung kein Ansatz. Dies ist übereinstimmend mit der Erfahrung, daß der Pollen mit der Genom/Plastom Kombination B-IV nicht keimfähig ist (Goepel 1970). Die Untersuchung der Pollenstärke dieser Pflanzen ergab, daß sie nicht normal spindelförmig, sondern rund ausgebildet ist.

## 3.9. Genetische Analyse der Haploidkomplexe

Die Oenothera nutans-Sippen werden durch Kreuzung mit dem albicans-Komplex von Oenothera suaveolens Grado ($^{G}$albicans) verbunden. Außerdem werden alle Sippen mit Oenothera purpurata gekreuzt. In einigen Fällen wird mit Oenothera hookeri, Oenothera villosa und einigen Sippen von Oenothera biennis gekreuzt. In der anschließenden Komplexanalyse kommt die $F_1$ zur Auswertung.

### 3.9.1. Kreuzungen mit $^{G}$albicans

#### 3.9.1.1. Verhalten der Oenothera nutans-Komplexe in Verbindungen mit $^{G}$albicans

Die Kreuzungen werden mit dem synthetischen Bastard albipercurva-II durchgeführt. Da $^{G}$albicans ein reiner Eizellenkomplex ist und percurvans nur selten durch die Eizelle vererbt wird, dann aber als C-Komplex immer leicht zu erkennen ist, sind bei diesen Kreuzungen AB-II/III-Verbindungen zu erwarten, die im Laub rein grün sein sollten. Analysiert wird das Vererbungsverhalten der durch den Pollen von Oenothera nutans vererbten Komplexe. Sind beide Komplexe pollenaktiv, so sind, sofern sich die Komplexe unterscheiden, 2 Typen von AB-Verbindungen zu erwarten. Ist nur ein Komplex pollenaktiv, so erhält man nur einen Typ.
Die Analyse zeigt, daß man in den meisten Fällen 2 Typen erhält (Tab. 13), die sich anhand weniger Markierungsfaktoren unterscheiden lassen (Tab. 12). Im wesentlichen sind dies Färbungsmerkmale, die fast immer mit weiteren habituellen Unterschieden (Blütengröße, Blattform, Behaarung) gekoppelt auftreten.

Die Bastarde sind immer intermediär, viele Merkmale der Oenothera nutans-Komplexe werden durch den $^{G}$albicans-Komplex überdeckt. Die Rötungsmerkmale der Sproßachse und der Blätter sind durch den Einfluß des $^{G}$albicans-Komplexes gegenüber den Oenothera nutans Wildtypen in ihrer Intensität meist abgeschwächt oder werden unterdrückt, die Spaltung in zwei Typen ist jedoch meist gut zu erkennen. Die Merkmale werden innerhalb eines Typs gekoppelt vererbt, was ihre strenge Bindung an den jeweiligen Oenothera nutans-Komplex zeigt. Bei der Sippe Bear Den Overlook tritt eine Spaltung in mindestens 3 Typen auf. Dies erklärt sich daraus, daß diese Sippe einen 12er-Ring und ein Paar hat.
Bei den Sippen Great Sm Mts 2, Boone 2, Boone 4 und Pipers Gap tritt je ein Typ mit schwefelgelben Blüten auf. Der verursachende, rezessive Faktor (sulfurea; Renner 1942b) liegt in den Bastarden homozygotisch vor. Er ist in den genannten Oenothera nutans-Komplexen teils im alpha- (Great Sm Mts 2, Boone 4, Boone 2) teils im beta-Komplex lokalisiert (Pipers Gap). Wie Tab. 12 zeigt, sind die Rötungsfak-

Tab. 12: Merkmalsausprägungen der Markierungsmerkmale der Oenothera nutans-Komplexe in den Verbindungen Galbicans.nutans
Bedeutung der Symbole auf Seite 65

| Komplex | | | Ausprägung des Merkmals | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | P | R | Sb | Sm | Mac | Gb | Shb | S | Rks |
| 01 alpha | Horseheads 2 | Ple | | | | | | | | | |
| 01 beta | Horseheads 2 | Sc | | | | | | | | | |
| 02 alpha | Coudersport 1 | Ple | | | | | | | | | |
| 02 beta | Coudersport 1 | Sc | | | | | | | | | |
| 03 alpha | Marienville 3 | Ple | | | | | | | | | |
| 03 beta | Marienville 3 | Sc | | | | | | | | | |
| 04 alpha | Wymer | Si | | | | | | | | | |
| 04 beta | Wymer | Sc | | | | | | | | | |
| 05 alpha | Laurel Fork | Si | | | | | | | | | |
| 05 beta | Laurel Fork | Sc | | | | | | | | | |
| 06 alpha | Elkins 1 | Si | | | | | | | | | |
| 06 beta | Elkins 1 | Sc | | | | | | | | | |
| 07 alpha | Elkins 2 | Si | | | | | | | | | |
| 07 beta | Elkins 2 | Sc | | | | | | | | | |
| 08 alpha | Whitmer 1 | Si | | | | | | | | | |
| 08 beta | Whitmer 1 | Sc | | | | | | | | | |
| 09 alpha | Whitmer 2 | Ple | | | | | | | | | |
| 09 beta | Whitmer 2 | Sc | | | | | | | | | |
| 10 alpha | Dolly Sods | Si | | | | | | | | | |
| 10 beta | Dolly Sods | Sc | | | | | | | | | |
| 11 alpha | Seneca Creek | Ple | | | | | | | | | |
| 11 beta | Seneca Creek | Sc | | | | | | | | | |

Tab. 12: Fortsetzung

| Komplex | | | | Ausprägung des Merkmals | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | P | R | Sb | Sm | Mac | Gb | Shb | S | Rks |
| 12 alpha | Pipers Gap | | Si | □ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | ▨ | |
| 12 beta | Pipers Gap | | Sc | ▨ | □ | □ | □ | □ | □ | | □ | |
| 13 alpha | Boone 1/1 | | Si | □ | ▩ | ■ | ▩ | ▩ | | | | |
| 13 beta | Boone 1/1 | | Sc | □ | □ | ◪ | □ | ▨ | | | | |
| 14 alpha | Boone 1/3 | | Si | □ | ▨ | □ | □ | ▨ | | | | |
| 14 beta | Boone 1/3 | | Sc | □ | □ | □ | □ | ▨ | | | | |
| 15 alpha | Boone 1/5 | sul3 | Si | | | | | | | | | |
| 15 beta | Boone 1/5 | sul4 | Sc | | | | | | | | | |
| 16 alpha | Boone 2 | | Si | □ | ▨ | ▨ | □ | ▨ | | | ▨ | |
| 16 beta | Boone 2 | | Sc | □ | □ | ▩ | ▨ | □ | | | □ | |
| 17 alpha | Boone 3 | | Si | □ | ▨ | □ | □ | ▨ | □ | | | |
| 17 beta | Boone 3 | | Sc | □ | □ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | |
| 18 alpha | Boone 4 | | Si | □ | ▨ | ◪ | □ | ▨ | | | ▩ | |
| 18 beta | Boone 4 | | Sc | □ | □ | ■ | ▨ | □ | | | □ | |
| 19 alpha | Grandfather Mtn 1 | | Ple | | | | | | | | | |
| 19 beta | Grandfather Mtn 1 | | Sc | □ | □ | □ | ▨ | ▨ | | | | |
| 20 alpha | Grandfather Mtn 2 | | Ple | | | | | | | | | |
| 20 beta | Grandfather Mtn 2 | | Sc | □ | □ | □ | □ | ▨ | | | | |
| 21 alpha | Bear Den Overlook | | Si | □ | ▨ | ▨ | ▩ | □ | | | | |
| 21 beta | Bear Den Overlook | | Sc | □ | ▨ | ▨ | ▨ | □ | | | | |
| 22 alpha | Mitchell | | Si | □ | ▨ | ▨ | □ | ▨ | | | | |
| 22 beta | Mitchell | | Sc | □ | □ | ▨ | ▨ | □ | | | | |

Tab. 12: Fortsetzung

| Komplex | | | Ausprägung des Merkmals | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | P | R | S. | Sm | Mac | Gb | Shb | S | Rks |
| 23 alpha | Deer Lick Gap | Si | ☐ | ☐ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 23 beta | Deer Lick Gap | Sc | ☐ | ☐ | ☐ | ☐ | ▨ | | | | |
| 24 alpha | Mt. Pisgah | Si | ☐ | ▨ | ☐ | ▨ | ▨ | | | | |
| 24 beta | Mt. Pisgah | Sc | ☐ | ☐ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 25 alpha | Wagon Road Gap | Si | ▨ | ■ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 25 beta | Wagon Road Gap | Sc | ▨ | ▨ | ☐ | ▨ | ▨ | | | | |
| 26 alpha | Maggies Valley | Si | ☐ | ▨ | ■ | ■ | ▨ | ☐ | | | |
| 26 beta | Maggies Valley | Sc | ☐ | ☐ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | |
| 27 alpha | Great Smokey Mts 1 | Si | ▨ | ☐ | ☐ | ☐ | ☐ | | | | ▨ |
| 27 beta | Great Smokey Mts 1 | Sc | ☐ | ■ | ▨ | ■ | ▨ | | | | ☐ |
| 28 alpha | Klingmans Dome | Si | ☐ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ☐ | | | |
| 28 beta | Klingmans Dome | Sc | ☐ | ☐ | ☐ | ☐ | ▨ | ▨ | | | |
| 29 alpha | Great Smokey Mts 2 | Si | ☐ | ▨ | ☐ | ☐ | ▨ | ☐ | ▨ | ☐ | |
| 29 beta | Great Smokey Mts 2 | Sc | ☐ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ☐ | ▨ | |
| 30 alpha | Highlands 1 | Si | ☐ | ☐ | ☐ | ☐ | ▨ | | | | |
| 30 beta | Highlands 1 | Sc | ☐ | ▨ | ▨ | ☐ | ■ | | | | |
| 31 alpha | Highlands 2 | Si | ☐ | ☐ | ☐ | ☐ | ▨ | | ▨ | | |
| 31 beta | Highlands 2 | Sc | ☐ | ▨ | ☐ | ▨ | ▨ | | ☐ | | |

Bedeutung der Symbole
- ■ sehr stark ausgeprägt
- ▨ stark ausgeprägt
- ▨ normal ausgeprägt
- ▨ schwach ausgeprägt
- ▨ sehr schwach ausgeprägt
- ☐ nicht vorhanden

toren in ihrem Vermögen, unterschiedliche Intensitäten der Färbung hervorzurufen, gleichfalls nicht nur an den alpha- oder nur an den beta-Komplex gebunden. Vielmehr kann entweder der alpha-Komplex eine insgesamt intensivere Ausprägung der Färbungsmerkmale hervorrufen, z. B. der alpha-Komplex der Sippe Boone 1/1, oder der beta-Komplex führt zu einer intensiveren Merkmalsausprägung, z. B. bei der Sippe Great Sm Mts 1.

Alle Anthozyanmerkmale sind offensichtlich polyfaktoriell beeinflußt. Von Komplex zu Komplex ist die Verteilung und Ausprägung der einzelnen Anthozyanmerkmale unterschiedlich. Ein besonderer Einfluß des P-Faktors, der von Harte (1948) als Grundfaktor für die Anthozyanbildung, insbesondere bei A-Komplexen bezeichnet wird, kann für die Oenothera nutans-Sippen nicht bestätigt werden. Es kommt bei Kreuzungen mit Oenothera nutans-Sippen in der Regel immer zur Ausbildung von Anthozyanmerkmalen, ohne daß der P-Faktor vorhanden sein muß.

Die Entscheidung, welcher der Oenothera nutans-Komplexe als alpha-Komplex und welcher als beta-Komplex zu bezeichnen ist, wird durch die Lokalisation des Si-Faktors festgelegt. (Da $^{G}$albicans ein reiner Eizellenkomplex ist, wird er nicht durch den Pollen vererbt; er ist durch taube Pollenkörner repräsentiert). Selbstet man die $^{G}$albicans·nutans-Verbindungen, so erhält man, sofern 2 Typen vorliegen, bei einem der Typen normalen Samenansatz, bei dem 2. Typ trocknen die Fruchtknoten der geselbsteten Blüten nach einigen Tagen ein und fallen ab. Dies zeigt, daß die nutans-B-Komplexe dieser Typen einen Selbstinkompatibilitätsfaktor tragen. Der Pollen des nutans-B-Komplexes ist zwar vital und keimfähig, kann aber wegen des Selbstinkompatibilitätsfaktors nicht keimen. Die Selbstungen von mehreren Nachkommen einer Kreuzung zeigen, daß die Selbstinkompatibilität eng an den jeweiligen Typ, d. h. Gen-Komplex gekoppelt ist. Dies ist nur dann zu erwarten, wenn der Bastard $^{G}$albicans·nutans komplexheterozygotisch ist und der Si-Faktor nicht mit Sc von $^{G}$albicans ausgetauscht werden kann. Die durchgeführten zytologischen Untersuchungen an $^{G}$albicans·nutans-Verbindungen (Tab. 8) bestätigen dies insofern, als die untersuchten Bastarde immer große Ringe (14; 12,2; 8,6) haben, die einen Austausch des Si-Faktors verhindern. Alle

Tab. 13: Vererbung der alpha- und beta- Oenothera nutans-Komplexe in Kreuzungen $G_{albicans}$ x nutans

| Nr. Sippe | $G_{albicans}$ x nutans alpha | beta | $G_{albicans}$ x nutans % alpha | beta | Sigma |
|---|---|---|---|---|---|
| 01 Horseheads 2 | 0 | 20 | 0 | 100 | 0 |
| 02 Coudersport 1 | 7 | 13 | 35 | 65 | 11 |
| 03 Marienville 3 | 0 | 20 | 0 | 100 | 0 |
| 04 Wymer | 10 | 8 | 56 | 44 | 12 |
| 05 Laurel Fork | 16 | 57 | 22 | 78 | 5 |
| 06 Elkins 1 | 15 | 29 | 34 | 66 | 7 |
| 07 Elkins 2 | 5 | 78 | 6 | 94 | 3 |
| 08 Whitmer 1 | 15 | 24 | 38 | 62 | 8 |
| 09 Whitmer 2 | 0 | 92 | 0 | 100 | 0 |
| 10 Dolly Sods | 41 | 27 | 60 | 40 | 6 |
| 11 Seneca Creek | 0 | 28 | 0 | 100 | 0 |
| 12 Pipers Gap | 34 | 21 | 62 | 38 | 7 |
| 13 Boone 1/1 | 19 | 28 | 40 | 60 | 7 |
| 14 Boone 1/3 | 11 | 28 | 28 | 72 | 7 |
| 15 Boone 1/5 | 3 | 53 | 5 | 95 | 3 |
| 16 Boone 2 | 14 | 46 | 23 | 77 | 5 |
| 17 Boone 3 | 12 | 7 | 63 | 37 | 11 |
| 18 Boone 4 | 23 | 35 | 40 | 60 | 6 |
| 19 Grandfather Mtn 1 | 0 | 44 | 0 | 100 | 0 |
| 20 Grandfather Mtn 2 | 0 | 36 | 0 | 100 | 0 |
| 21 Bear den Overlook | 19 | 24 | 44 | 56 | 8 |
| 22 Mitchell | 2 | 18 | 10 | 90 | 7 |
| 23 Deer Lick Gap | 0 | 20 | 0 | 100 | 0 |
| 24 Mt Pisgah | 2 | 18 | 10 | 90 | 7 |
| 25 Wagon Road Gap | 34 | 47 | 42 | 58 | 5 |
| 26 Maggies Valley | 4 | 20 | 17 | 83 | 8 |
| 27 Great Smokey Mts 1 | 35 | 9 | 80 | 20 | 6 |
| 28 Klingmans Dome | 3 | 1 | 75 | 25 | 22 |
| 29 Great Smokey Mts 2 | 25 | 41 | 38 | 62 | 6 |
| 30 Highlands 1 | 10 | 67 | 13 | 87 | 4 |
| 31 Highlands 2 | 6 | 48 | 11 | 89 | 4 |

Oenothera nutans-Sippen, bei denen ein Si-Faktor nachgewiesen werden konnte, sind also heterozygotisch Si/Sc. Aufgrund der Kenntnis, welche der beiden $^{G}$albicans·nutans-Verbindungen den Si-Faktor trägt, ist eine eindeutige Kennzeichnung der Komplexe als alpha- oder beta-Komplex möglich. Nur der Komplex, der keinen Si-Faktor trägt, kann bei Selbstung der Oenothera nutans-Sippen durch den Pollen vererbt werden und ist damit als beta-Komplex zu bezeichnen. Der alpha-Komplex ist somit der Komplex, der den Si-Faktor trägt.
Bei den Sippen Horseheads 2, Marienville, Coudersport 1, Seneca Creek, Whitmer 2, Grandfather Mtn 1 und Grandfather Mtn 2 trat bei den Kreuzungen mit $^{G}$albicans nur ein Typ auf, der jeweils bei Selbstung guten Samenansatz zeigt. Bei diesen Sippen kann nicht entschieden werden, ob der alpha-Komplex mit einem Si-Faktor ausgestattet ist. Wenn davon augegangen werden muß, daß bei diesen Sippen nur der beta-Komplex durch den Pollen vererbt wird, ist ein Pollenletalfaktor vorhanden, der nicht nur bei Selbstung dieser Oenothera nutans-Sippen, sondern auch in Kreuzungen verhindert, daß der alpha-Komplex durch den Pollen vererbt wird. Denkbar ist aber auch, daß die Pollenschläuche bei diesen alpha-Komplexen extrem langsam wachsen, so daß bei reichlicher Bestäubung keine Samenanlagen mehr frei sind, wenn sie dieselben erreichen. Die Tab. 13 wurde nach normaler Bestäubung erstellt.

Insgesamt ist die Geschlechtsbindung der Komplexe im Pollen unterschiedlich. In der Regel ist bei normaler Bestäubung der beta-Komplex in der Befruchtungsfähigkeit dem alpha-Komplex in den Kreuzungen überlegen. Dies trifft für alle Sippen zu, bei denen deutlich mehr als 50 % $^{G}$albicans·beta-nutans-Typen auftreten (Tab. 13). Bei einigen Sippen ist das Durchsetzungsvermögen beider Komplexe im Pollen gleich stark, hier liegt die Verteilung der $^{G}$albicans·alpha-nutans und $^{G}$albicans·beta-nutans-Verbindungen bei 50 %. Das schwache Durchsetzungsvermögen des beta-Komplexes der Sippe Great Sm Mts 1, welches bereits bei den synthetischen nutans·nutans-Verbindungen beobachtet werden konnte, bestätigt sich auch hier. Die Werte der Verbindung $^{G}$albicans·beta-Klingmans Dome sind aufgrund der geringen Anzahl der analysierten Pflanzen nicht signifikant.

Tab. 14: Kompatibilität von $^{G}$albicans·Si-alpha-nutans x $^{G}$albicans·Si-alpha-nutans Kreuzungen
*: kompatibel; O: inkompatibel

| Si-alpha-Komplex | 7 | 10 | 12 | 13 | 16 | 17 | 18 | 21 | 25 | 27 | 29 | 31 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 5 Laurel Fork | O | * | * | | | * | * | | * | * | | * |
| 6 Elkins 1 | | | | | * | * | | | | * | | |
| 7 Elkins 2 | | * | * | | * | * | | | | * | | |
| 8 Whitmer 1 | | | * | | * | * | * | | * | * | | * |
| 10 Dolly Sods | | | | | | * | * | | * | * | | * |
| 12 Pipers Gap | | | | * | * | * | * | | * | * | * | * |
| 13 Boone 1/1 | | | | | | * | | | | * | | |
| 16 Boone 2 | | | | | | | | | * | * | * | * |
| 17 Boone 3 | | | | | | | | * | * | | * | * |
| 18 Boone 4 | | | | | | | | * | * | * | * | * |
| 21 Bear Den Overlook | | | | | | | | | * | * | | * |
| 25 Wagon Road Gap | | | | | | | | | | * | * | |
| 27 Great Sm Mts 1 | | | | | | | | | | | * | * |
| 29 Great Sm Mts 2 | | | | | | | | | | | | * |
| 31 Highlands 2 | | | | | | | | | | | | |

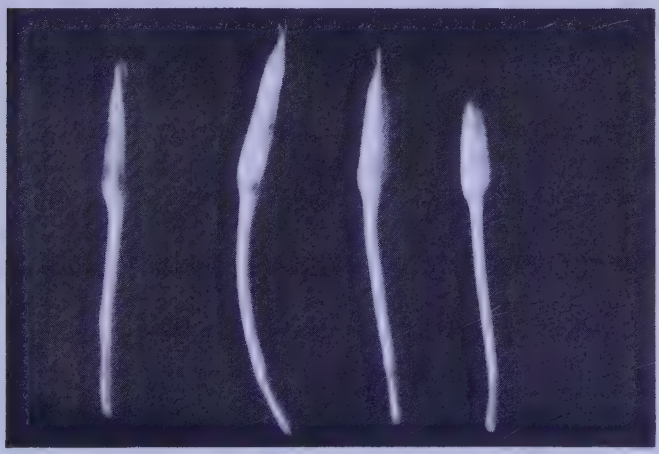

Abb. 14: Rotkelchfaktor (Rk) und Faktor für rote Kelchzipfel (Rks) bei a) Oenothera purpurata (Rk); d) Oenothera nutans Sippe Great Sm Mts 1; b) Bastard $^{h}$purpurata·beta Great Sm Mts 1; c) Bastard $^{h}$purpurata·alpha Great Sm Mts 1

3.9.1.2. Die Kreuzungen $^{G}$albicans·Si-alpha-nutans x $^{G}$albicans·Si-alpha-nutans

Eine Identität von Si-Faktoren der einzelnen Oenothera nutans-Sippen kann festgestellt werden, indem aus $^{G}$albicans·si-alpha-nutans-Verbindungen verschiedener Kreuzungen die $F_2$ hergestellt wird. Diese Kreuzungen wurden für einen Teil der Verbindungen durchgeführt (Tab. 14). Bis auf die Kreuzung $^{G}$albicans·alpha-Elkins 2 x $^{G}$albicans·alpha-Laurel Fork zeigten alle gekreuzten Verbindungen guten Samenansatz. Daraus ist zu schließen, daß sich die jeweiligen Si-Faktoren der getesteten Sippen unterscheiden. Lediglich die Si-Faktoren der Sippen Elkins 2 und Laurel Fork scheinen identisch zu sein. Mit Sicherheit lassen sich aus den bisher vorliegenden Ergebnissen mindestens 6 verschiedene Si-Faktoren für die Oenothera nutans-Sippen ableiten, nämlich die der Sippen Pipers Gap, Boone 4, Wagon Road Gap, Great Sm Mts 1, Great Sm Mts 2 und Highlands 2.

3.9.2. Kreuzungen mit Oenothera purpurata

3.9.2.1. Verhalten der Oenothera nutans-Komplexe in Verbindungen mit $^{h}$purpurata

Die Kreuzungen [1] mit der homozygotischen Oenothera purpurata werden reziprok angelegt. In der $F_1$ wird dann eine Komplexanalyse der Sippen vorgenommen. Aufgrund der Kreuzungen mit $^{G}$albicans und der Lokalisation des Si-Faktors in je einem der Komplexe der Sippen, kann in Verbindung mit weiteren Markierungsfaktoren auch bei diesen Verbindungen der alpha- und beta-Komplex eindeutig bestimmt werden. Die reziprok angelegten Kreuzungen gestatten es, sowohl Aussagen über das Verhalten der jeweiligen zwei Oenothera nutans-Komplexe im Pollen, als auch über das Verhalten in der Eizelle zu machen.

---

[1] Die technische Durchführung eines Teils dieser Kreuzungen wurde von Frau Luise Mencke vorgenommen. Ihr sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Die zur Identifikation der Verbindungen benutzten Merkmale sind in Tab. 15 zusammengestellt. Im wesentlichen werden, wie bereits bei der Analyse der $^{G}$albicans-Verbindungen die auffälligen Färbungsmerkmale benutzt. In der Regel sind bei den $^{h}$purpurata-Verbindungen diese Merkmale kräftiger ausgebildet als bei den Kreuzungen mit $^{G}$albicans. Außerdem kommen weitere, vom $^{h}$purpurata-Komplex dominant vererbte Färbungsmerkmale hinzu, z. B. eine Rotfärbung der Sproßachse im oberen Drittel des Inflorescenzbereiches, oder eine rote Längsstreifung der Fruchtknoten. Diese beiden Merkmale dominieren so stark, daß sie bei allen Bastarden mit Oenothera nutans festzustellen sind. Ähnliches gilt auch für andere Merkmale, die der Unterscheidung der Oenothera nutans-Sippen dienen, aber durch die Dominanz des $^{h}$purpurata-Komplexes unterdrückt werden. So ist z. B. die starke Verzweigung im Inflorescenzbereich der Oenothera nutans-Sippen bei den purpurata-Verbindungen von einer gut entwickelten Hauptinflorescenzachse überdeckt. Die unterschiedliche Intensität der Behaarung im Inflorescenzbereich wird überdeckt von einer fast einheitlichen, relativ stark ausgeprägten drüsigen Behaarung. Die Form der Blattspreite ist durch den $^{h}$purpurata-Komplex bei den verschiedenen Blatttypen meist stark beeinflußt. So ist die Zähnung des Blattrandes meist intensiver, die oft lyrate Form der Basis der Rosettenblätter und insbesondere unteren Sproßachsenblätter ist dagegen bei den Bastarden gegenüber den Oenothera nutans-Sippen weitgehend unterdrückt. Trotz der relativ kleinen Blüten, die von $^{h}$purpurata vererbt werden, zeigen die Bastarde oft im Verhältnis zu den beiden Eltern größere Blüten (Abb. 14). Auch der P-Faktor, der bei den Oenothera nutans-Sippen meist nur sehr schwach, im Inflorescenzbereich gar nicht, ausgebildet ist, wird durch die Dominanz von $P^{pur}$ (Renner 1942b) weitgehend überdeckt.

Hingegen wird z. B. die von Oenothera purpurata vererbte rote Färbung der Kelchblätter in ihrer Intensität durch epistatische Wirkung von verschiedenen Oenothera nutans-Komplexen unterschiedlich stark abgeschwächt (Rk- und Rks-Faktor; Abb 14, Seite 69).

Ein Teil der Oenothera nutans-Komplexe zeigt in Verbindung mit $^{h}$purpurata Wuchsstörungen, die mehr oder weniger stark ausgeprägt

Tab. 15: Merkmalsausprägungen der Markierungsmerkmale der Oenothera nutans-Komplexe in den Verbindungen $^{h}$purpurata·nutans und nutans.$^{h}$purpurata; sul: vgl. Übersicht 3
Bedeutung der Symbole auf Seite 74

| Komplex | | Ausprägung des Merkmals | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | P | R | Sb | Sm | Mac | Gb | Rks | Rk | DV |
| h purpurata | | ▨ | □ | ▨ | ▨ | □ | | | ■ | |
| 01 alpha Horseheads 2 | | ▨ | ▨ | ■ | ■ | ■ | | | | |
| 01 beta Horseheads 2 | sul1 | ▨ | □ | ■ | ▨ | ▨ | | | | |
| 02 alpha Coudersport 1 | | ■ | ▨ | ▨ | ▨ | ■ | | | | |
| 02 beta Coudersport 1 | | ▨ | □ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 03 alpha Marienville 3 | | ■ | ■ | ■ | ■ | ▨ | | | | |
| 03 beta Marienville 3 | | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 04 alpha Wymer | | ▨ | ▨ | ■ | ▨ | ▨ | □ | | | |
| 04 beta Wymer | sul6 | | | | | ▨ | | | | |
| 05 alpha Laurel Fork | | ■ | ▨ | ■ | ■ | □ | | | | |
| 05 beta Laurel Fork | | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 06 alpha Elkins 1 | | ▨ | ▨ | ■ | ■ | □ | | | | |
| 06 beta Elkins 1 | | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 07 alpha Elkins 2 | | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | |
| 07 beta Elkins 2 | | ▨ | ▨ | ■ | ■ | □ | ▨ | | | |
| 08 alpha Whitmer 1 | | ■ | ▨ | ■ | ■ | □ | ▨ | | | |
| 08 beta Whitmer 1 | | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | ▨ | |
| 09 alpha Whitmer 2 | | ▨ | ▨ | ▨ | ■ | □ | | | ▨ | |
| 09 beta Whitmer 2 | | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | ■ | |
| 10 alpha Dolly Sods | sul7 | | | | | ▨ | | | | |
| 10 beta Dolly Sods | sul8 | | | | | ▨ | | | | |
| 11 alpha Seneca Creek | | ■ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 11 beta Seneca Creek | | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ■ | | | | |

Tab. 15: Fortsetzung

| Komplex | | | Ausprägung des Merkmals | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | P | R | Sb | Sm | Mac | Gb | Rks | Rk | DV |
| 12 alpha | Pipers Gap | sul5 | | | | | | | | | |
| 12 beta | Pipers Gap | sul5 | | | | | | | | | |
| 13 alpha | Boone 1/1 | | | | | | | | | | |
| 13 beta | Boone 1/1 | | | | | | | | | | |
| 14 alpha | Boone 1/3 | | | | | | | | | | |
| 14 beta | Boone 1/3 | sul2 | | | | | | | | | |
| 15 alpha | Boone 1/5 | sul3 | | | | | | | | | |
| 15 beta | Boone 1/5 | sul4 | | | | | | | | | |
| 16 alpha | Boone 2 | | | | | | | | | | |
| 16 beta | Boone 2 | | | | | | | | | | |
| 17 alpha | Boone 3 | | | | | | | | | | |
| 17 beta | Boone 3 | | | | | | | | | | |
| 18 alpha | Boone 4 | | | | | | | | | | |
| 18 beta | Boone 4 | | | | | | | | | | |
| 19 alpha | Grandfather Mtn 1 | | | | | | | | | | |
| 19 beta | Grandfather Mtn 1 | | | | | | | | | | |
| 20 alpha | Grandfather Mtn 2 | | | | | | | | | | |
| 20 beta | Grandfather Mtn 2 | | | | | | | | | | |
| 21 alpha | Bear Den Overlook | | | | | | | | | | |
| 21 beta | Bear Den Overlook | | | | | | | | | | |
| 22 alpha | Mitchell | | | | | | | | | | |
| 22 beta | Mitchell | sul1 | | | | | | | | | |

Tab. 15: Fortsetzung

| Komplex | Ausprägung des Merkmals | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | P | R | Sb | Sm | Mac | Gb | Rks | Rk | DV |
| 23 alpha Deer Lick Gap | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 23 beta Deer Lick Gap | ▨ | □ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 24 alpha Mt. Pisgah | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | ▨ | □ |
| 24 beta Mt. Pisgah | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | ▨ | ▨ |
| 25 alpha Wagon Road Gap | ▨ | ■ | ■ | ■ | ▨ | | | | |
| 25 beta Wagon Road Gap | ▨ | ▨ | ■ | ■ | ▨ | | | | |
| 26 alpha Maggies Valley | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 26 beta Maggies Valley | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | □ | | | | |
| 27 alpha Great Smokey Mts 1 | ■ | ▨ | □ | ▨ | □ | | ▨ | | |
| 27 beta Great Smokey Mts 1 | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | □ | | |
| 28 alpha Klingmans Dome | ▨ | ▨ | ▨ | ■ | ▨ | | | □ | |
| 28 beta Klingmans Dome | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | ▨ | |
| 29 alpha Great Smokey Mts 2 | ▨ | □ | ▨ | ▨ | ▨ | □ | | | |
| 29 beta Great Smokey Mts 2 | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | |
| 30 alpha Highlands 1 | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 30 beta Highlands 1 | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | ▨ | | | | |
| 31 alpha Highlands 2 | ■ | ▨ | □ | ▨ | ▨ | | | | |
| 31 beta Highlands 2 | ▨ | ▨ | □ | ▨ | ▨ | | | | |

Bedeutung der Symbole
- ■ sehr stark ausgeprägt
- ▨ stark ausgeprägt
- ▨ normal ausgeprägt
- ▨ schwach ausgeprägt
- ▨ sehr schwach ausgeprägt
- □ nicht vorhanden

sind. In den meisten Fällen ist die Störung insofern genomisch bedingt, als sie in der Regel gekoppelt mit komplexgebundenen Merkmalen vererbt wird und in reziproken Kreuzungen in gleicher Ausprägung auftritt. Die Störungen sind allerdings bei den verschiedenen Komplexverbindungen unterschiedlich ausgebildet. Es sind immer alle Pflanzen einer Verbindung betroffen. Die Störung ist immer in jeweils gleicher Intensität zu beobachten und unterscheidet sich insofern vom falcifolia-Syndrom (Stubbe 1970), bei dem eine unterschiedliche, im Laufe der Vegetationsperiode kontinuierlich zunehmende Ausbildung der Störung zu beobachten ist, die bei den einzelnen Pflanzen der jeweiligen Verbindung schwankt. Die Pflanzen der Verbindungen $^{h}$purpurata·beta-Mitchell und beta Mitchell·$^{h}$purpurata sowie die entsprechenden Verbindungen mit der Sippe Coudersport 1 zeigen als junge Pflanzen ein irregulates Blattwachstum. Während des Schossens normalisiert sich diese Verwachsung und im ausgewachsenen Zustand sind die Pflanzen bezüglich ihrer Blattform als normal zu bezeichnen. Insgesamt bleiben sie im Wuchs etwas hinter den alpha-Komplex tragenden Bastarden zurück.

In den Verbindungen $^{h}$purpurata·beta Boone 1/3 und beta Boone 1/3·$^{h}$purpurata treten Wuchsstörungen intensiverer Art auf, die die Bastarde während der gesamten Vegetationsperiode stark schädigen. Im jugendlichen Stadium sind die Rosettenblätter irregulat-pfriemelig ausgebildet; während des Schossens wirkt sich die Störung in einer anomal stark verzweigten Inflorescenz aus. Die Blüten sind klein und verkrüppelt.

Bei den Verbindungen $^{h}$purpurata·beta Wymer und beta-Wymer·$^{h}$purpurata kommt es nach einem normalwüchsigen Jugendstadium der Bastarde zu Störungen am Vegetationspunkt, was zur Folge hat, daß die Rosettenherzen absterben und aus Seitenknospen irregulate Blätter gebildet werden, die in ihrem Habitus an falcifolia-ähnliche Verwachsungen erinnern. Meist sind die Störungen so stark, daß die Rosetten im Laufe der Vegetationsperiode absterben.

Die Verbindungen $^{h}$purpurata·alpha-Dolly Sods und alpha-Dolly Sods·$^{h}$purpurata zeigen denselben Störungstyp wie die Verbindungen mit beta-Wymer. Allerdings sind die Störungen weniger stark ausgeprägt,

so daß die Rosetten in der Regel eine Vegetationsperiode überleben. Sie kommen jedoch nicht zur Blüte.

In den Verbindungen $^{h}$purpurata·beta-Dolly Sods und beta Dolly Sods·$^{h}$purpurata treten geringfügige Wuchsstörungen auf, die sich in stark gewellten und in sich gedrehten Sproßachsenblättern äußern. Die Vitalität der Bastarde ist offenbar nicht eingeschränkt.

Die Verbindungen $^{h}$purpurata·beta-Horseheads 2 und beta-Horseheads 2·$^{h}$purpurata zeigen irregulate Blätter, einen gestörten Wuchs der Sproßachse, verbunden mit Kleinwüchsigkeit und extrem kleinen Blüten.

In den Kreuzungen $^{h}$purpurata x Pipers Gap zeigen die Bastarde in beiden Komplexverbindungen der reziprok angelegten Kreuzungen denselben Typ von Wuchsstörungen. Diese manifestieren sich in irregulaten, pfriemeligen Blättern, Sproßachsenverkrüppelungen und Störungen bei der Blütendifferenzierung. An einzelnen Pflanzen werden spontan in den Achseln verwachsener Sproßblätter normalwüchsige und normalblühende Seitenäste entwickelt (Abb. 15).

In der Verbindung beta Boone 1/5·$^{h}$purpurata tritt eine Störung auf, die zu einer virescens-ähnlichen Färbung (Stubbe 1959) der Blätter führt. Die Pflanzen zeigen starke Wachstumsstörungen, die zum frühzeitigen Absterben der Pflanzen führen.

Die Analyse der Geschlechtsbindung der Komplexe an den Pollen (Tab. 16) bestätigt die in den Verbindungen mit $^{G}$albicans gefundenen Verhältnisse. So kann bei ca. 75 % der untersuchten Sippen auch der alpha-Komplex durch den Pollen vererbt werden. Bei ca. 50 % der untersuchten Sippen liegt das Verhältnis der alpha- und beta-Komplexe deutlich in Richtung des beta-Komplexes verschoben.

In der Eizelle ist bei fast allen Oenothera nutans-Sippen der alpha-Komplex stark dominierend. Bei ca. 85 % der untersuchten Sippen werden zu 70 % und mehr der alpha-Komplex durch die Eizelle vererbt. Ein Vergleich mit der Auswertung der Früchte von geselbsteten Sippen hinsichtlich embryohaltiger und tauber Samen

Übersicht 3: Bezeichnung der Wuchsstörungen in den Kreuzungen Oenothera nutans x Oenothera purpurata; Beschreibungen im Text

| Kreuzung | Komplexverbindung | Bezeichnung | Anteil in % |
|---|---|---|---|
| purpurata x Mitchell | $^{h}$purpurata·beta Mitchell | sul1 | 100 |
| Mitchell x purpurata | beta Mitchell·$^{h}$purpurata | sul1 | 100 |
| purpurata x Boone 1/3 | $^{h}$purpurata·beta Boone 1/3 | sul2 | 100 |
| Boone 1/3 x purpurata | beta Boone 1/3·$^{h}$purpurata | sul2 | 100 |
| purpurata x Boone 1/5 | $^{h}$purpurata·alpha Boone 1/5 | sul3 | 100 |
| Boone 1/5 x purpurata | beta Boone 1/5·$^{h}$purpurata | sul4 | 100 |
| purpurata x Pipers Gap | $^{h}$purpurata·alpha Pipers Gap | sul5 | 100 |
| | $^{h}$purpurata·beta Pipers Gap | sul5 | 100 |
| Pipers Gap x purpurata | alpha Pipers Gap·$^{h}$purpurata | sul5 | 100 |
| | beta Pipers Gap·$^{h}$purpurata | sul5 | 100 |
| purpurata x Wymer | $^{h}$purpurata·beta Wymer | sul6 | 100 |
| Wymer x purpurata | beta Wymer·$^{h}$purpurata | sul6 | 100 |
| purpurata x Dolly Sods | $^{h}$purpurata·alpha Dolly Sods | sul7 | 100 |
| | $^{h}$purpurata·beta Dolly Sods | sul8 | 100 |
| Dolly Sods x purpurata | alpha Dolly Sods·$^{h}$purpurata | sul7 | 100 |
| purpurata x Horseheads | $^{h}$purpurata·beta Horseheads | sul9 | 100 |
| Horseheads x purpurata | beta Horseheads·purpurata | sul9 | 100 |
| purpurata x Coudersport | $^{h}$purpurata·beta Coudersport | sul10 | 100 |

Abb. 15: Bastard der Kreuzung $^{h}$purpurata·Pipers Gap. An der im Wuchs stark gestörten Pflanze differenzieren sich zum Ende der Vegetationsperiode einzelne normalwüchsige Seitenzweige mit normal ausgebildeten Blüten

Tab. 16: Vererbung der alpha- und beta- nutans-Komplexe in den Kreuzungen Oenothera purpurata x Oenothera nutans

| Nr. | Sippe | purpurata x nutans | | nutans x purpurata | | purpurata x nutans (%) | | | nutans x purpurata (%) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | alpha | beta | alpha | beta | alpha | beta | Sigma | alpha | beta | Sigma |
| 01 | Horseheads 2 | 0 | 20 | 20 | 0 | 0 | 100 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| 02 | Coudersport 1 | 14 | 43 | 34 | 16 | 25 | 75 | 6 | 68 | 32 | 7 |
| 03 | Marienville 3 | 0 | 24 | 13 | 3 | 0 | 100 | 0 | 81 | 19 | 10 |
| 04 | Wymer | 15 | 9 | 27 | 0 | 62 | 38 | 10 | 100 | 0 | 0 |
| 05 | Laurel Fork | 13 | 63 | 68 | 1 | 17 | 83 | 4 | 99 | 1 | 1 |
| 06 | Elkins 1 | 46 | 52 | 72 | 5 | 47 | 53 | 5 | 94 | 6 | 3 |
| 07 | Elkins 2 | 1 | 75 | 45 | 11 | 1 | 99 | 1 | 80 | 20 | 5 |
| 08 | Whitmer 1 | 18 | 58 | 71 | 14 | 24 | 76 | 5 | 84 | 16 | 4 |
| 09 | Whitmer 2 | 0 | 76 | 49 | 16 | 0 | 100 | 0 | 75 | 25 | 5 |
| 10 | Dolly Sods | 35 | 29 | 51 | 3 | 55 | 45 | 6 | 94 | 6 | 3 |
| 11 | Seneca Creek | 0 | 57 | 48 | 10 | 0 | 100 | 0 | 83 | 17 | 5 |
| 12 | Pipers Gap | 12 | 15 | 15 | 1 | 44 | 56 | 10 | 94 | 6 | 6 |
| 13 | Boone 1/1 | 26 | 52 | 51 | 8 | 33 | 67 | 5 | 86 | 14 | 4 |
| 14 | Boone 1/3 | 21 | 49 | 50 | 5 | 30 | 70 | 5 | 91 | 9 | 4 |
| 15 | Boone 1/5 | 0 | 64 | 68 | 7 | 0 | 100 | 0 | 91 | 9 | 3 |
| 16 | Boone 2 | 4 | 64 | 43 | 22 | 6 | 94 | 3 | 66 | 34 | 6 |
| 17 | Boone 3 | 48 | 22 | 56 | 11 | 69 | 31 | 6 | 84 | 16 | 5 |
| 18 | Boone 4 | 3 | 58 | 33 | 21 | 5 | 95 | 3 | 61 | 39 | 7 |
| 19 | Grandfather Mtn 1 | 0 | 48 | 24 | 5 | 0 | 100 | 0 | 83 | 17 | 7 |
| 20 | Grandfather Mtn 2 | 0 | 60 | 20 | 2 | 0 | 100 | 0 | 91 | 9 | 6 |
| 21 | Bear Den Overlook | 30 | 16 | 22 | 2 | 65 | 35 | 7 | 92 | 8 | 6 |
| 22 | Mitchell | 11 | 43 | 32 | 26 | 20 | 80 | 5 | 55 | 45 | 7 |
| 23 | Deer Lick Gap | 0 | 63 | 20 | 4 | 0 | 100 | 0 | 83 | 17 | 8 |
| 24 | Mt. Pisgah | 4 | 46 | 42 | 17 | 8 | 92 | 4 | 71 | 29 | 6 |
| 25 | Wagon Road Gap | 13 | 30 | 35 | 9 | 30 | 70 | 7 | 80 | 20 | 6 |
| 26 | Maggies Valley | 21 | 11 | 26 | 2 | 66 | 34 | 8 | 93 | 7 | 5 |
| 27 | Great Smokey Mts 1 | 62 | 23 | 76 | 0 | 73 | 27 | 5 | 100 | 0 | 0 |
| 28 | Klingmans Dome | 38 | 24 | 22 | 2 | 61 | 39 | 6 | 92 | 8 | 6 |
| 29 | Great Smokey Mts 2 | 17 | 21 | 39 | 9 | 45 | 55 | 8 | 81 | 19 | 6 |
| 30 | Highlands 1 | 4 | 80 | 62 | 2 | 5 | 95 | 2 | 97 | 3 | 2 |
| 31 | Highlands 2 | 5 | 19 | 13 | 7 | 21 | 79 | 8 | 65 | 35 | 11 |

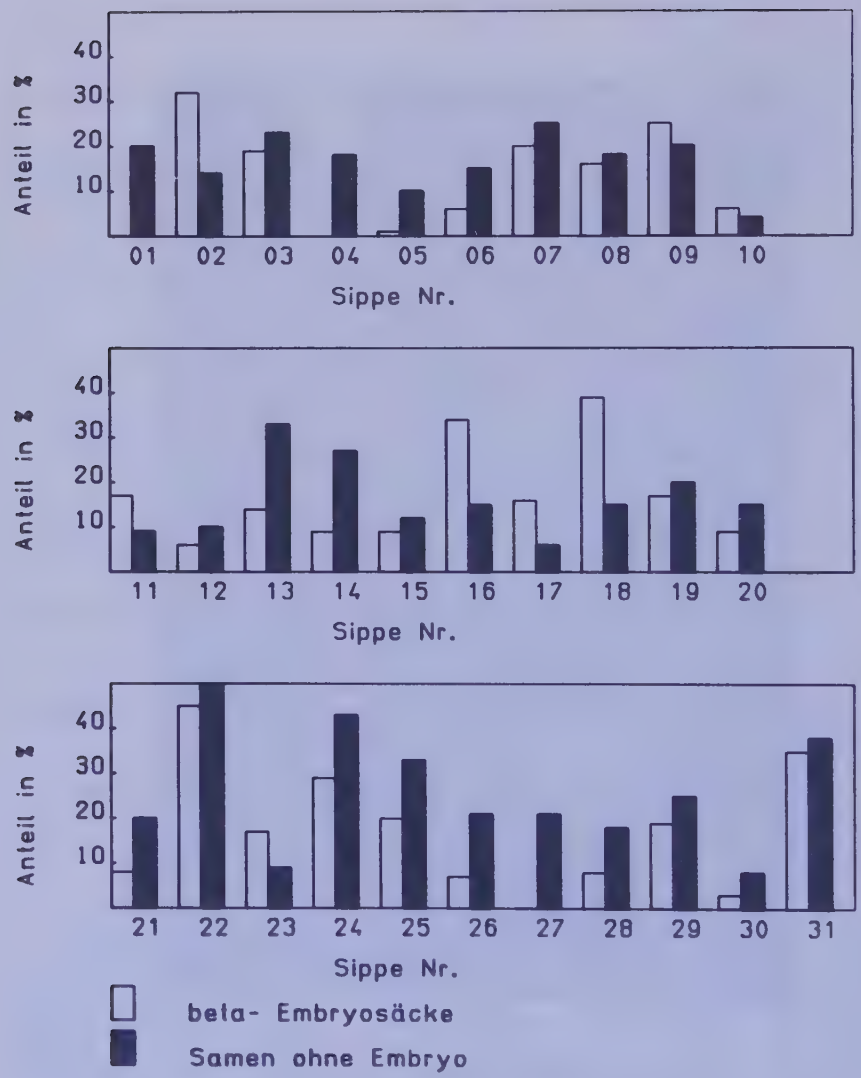


Abb. 16: Vergleich von tauben Samen nach Selbstung mit dem Auftreten von beta-Embryosäcken bei Oenothera nutans-Sippen in Kreuzungen mit Oenothera purpurata

(Kap. 3.3.) zeigt, daß die Ergebnisse beider Untersuchungen meist gut korrelieren (Abb. 16). Wegen der vorhandenen Si-Faktoren bzw. Pollenletalfaktoren könnten theoretisch nur beta·beta Homozygoten bei Selbstung entstehen. Wie die Kreuzungen mit Oenothera purpurata zeigen, werden beta-determinierte Embryosäcke manchmal erst gar nicht und zumeist nur in relativ geringer Anzahl gebildet. Die beta-Embryosäcke, die gebildet werden, können sich, sofern sie bei Selbstbestäubung der Oenothera nutans befruchtet werden, wegen vorhandener sporophytischer Letalfaktoren nicht zu reifen Samen entwickeln. Dies wiederum äußert sich darin, daß ein bestimmter Prozentsatz der Samen nach Selbstung taub ist. Insofern wird durch die Kreuzungen mit Oenothera purpurata dieser Sachverhalt verdeutlicht.

### 3.9.2.2. Vergleichende Merkmalsanalyse einiger Oenothera nutans-Komplexe in Verbindungen mit $^{h}$purpurata

Zur Verfeinerung der in Kap. 3.5. bereits durchgeführten morphologischen Ähnlichkeitsanalyse werden hier dieselben multivariaten statistischen Verfahren auf einen Teil der Komplex-Verbindungen mit Oenothera purpurata angewendet. Dazu wird auf der Basis von 70 Merkmalen, die nach dem Schema von Übersicht 1 an 36 der hergestellten purpurata·nutans-Verbindungen ermittelt wurden, (Tab. 17) ein über die klassische Komplexanalyse hinausgehender Vergleich der Komplexe untereinander mit multivariaten statistischen Verfahren versucht. Die notwendige quantitative Beschreibung der analysierten Merkmale erfolgt dabei nach demselben Prinzip, wie in Kap. 3.5. beschrieben. Abweichend davon werden jedoch nicht die Sippen selbst analysiert, sondern die jeweiligen Verbindungen der Komplexe mit $^{h}$purpurata. Hierbei wird davon ausgegangen, daß sich der $^{h}$purpurata-Komplex in allen Kreuzungen gleich verhält und Unterschiede zwischen den Typen lediglich auf Wirkungen des jeweiligen Oenothera nutans-Komplexes zurückzuführen sind. Die reziprok angelegten Kreuzungen bestätigen diese Voraussetzung. In der Regel ist je ein Typ jeder Kreuzung mit je einem Typ der re-

Tab. 17: Quantifizierte Merkmalsausspraegungen der Oe. nutans Komplexe in Kreuzungen mit purpurata. Die Sippen sind entsprechend Tab. 1 numeriert; A= alpha- Komplex; B= beta- Komplex. Merkmale nach Uebersicht 1

| Merkmal | Einheit | Komplex der Oenothera nutans Sippe / Merkmalsausspraegung | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2 B | 4 A | 5 A | 5 B | 6 A | 6 B | 8 A | 8 B | 9 B | 10 B | 11 A | 13 B | 13 A | 13 B | 14 A | 16 A | 16 B | 17 A | 18 A | 20 B | 22 A | 22 B | 23 B | 24 A | 25 B | 26 B | 27 A | 28 A | 28 B | 29 B | 30 A | 31 B | 31 A | 32 B |
| M 1 | RB FO SR | 30 | 30 | 30 | 20 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 10 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 |
| M 3 | RB LA cm | 21 | 18 | 15 | 21 | 18 | 18 | 12 | 18 | 18 | 18 | 15 | 15 | 21 | 21 | 21 | 21 | 18 | 18 | 21 | 24 | 21 | 15 | 24 | 18 | 21 | 18 | 27 | 24 | 18 | 18 | 24 | 21 | 18 | 18 | 15 | 18 |
| M 4 | RB BR mm | 40 | 30 | 30 | 45 | 30 | 30 | 35 | 35 | 40 | 30 | 35 | 30 | 50 | 40 | 35 | 40 | 35 | 35 | 45 | 45 | 30 | 15 | 40 | 30 | 25 | 30 | 50 | 45 | 35 | 30 | 60 | 45 | 35 | 30 | 30 | 25 |
| M 5 | RB LBIND | 5 | 6 | 5 | 5 | 6 | 6 | 3 | 5 | 5 | 6 | 4 | 5 | 4 | 5 | 6 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 7 | 10 | 6 | 6 | 8 | 6 | 5 | 5 | 5 | 6 | 4 | 5 | 5 | 6 | 5 | 7 |
| M 6 | RB FARBE Mac | 0 | 10 | 0 | 10 | 0 | 15 | 0 | 15 | 15 | 20 | 15 | 20 | 20 | 10 | 20 | 20 | 15 | 25 | 15 | 15 | 0 | 0 | 15 | 15 | 15 | 10 | 15 | 0 | 15 | 20 | 15 | 15 | 10 | 20 | 20 | 10 |
| M 7 | RB FARBE R | 0 | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 20 | 0 | 0 | 0 | 0 | 25 | 0 | 10 | 15 | 0 | 0 | 20 | 20 | 20 | 5 | 20 | 0 | 15 | 15 | 15 | 20 | 20 | 20 | 20 |
| M 8 | SB BH SO str 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M 9 | SB BH SO vil 1/qmm | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 5 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M10 | SB BH NO str 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 0 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M11 | SB BH NO vil 1/qmm | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M12 | SB BH RA str 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M14 | SB BH SU vil 1/qmm | 5 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 |
| M15 | SB BH NU str 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 |
| M16 | SB BH NU vil 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 |
| M17 | SB FO SR | 20 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 20 | 20 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 20 | 20 | 20 | 15 | 20 | 20 | 15 | 15 | 15 | 20 | 20 | 15 | 15 | 15 | 15 | 20 |
| M18 | SB FO RA | 20 | 20 | 14 | 14 | 10 | 14 | 10 | 14 | 14 | 20 | 20 | 14 | 14 | 14 | 20 | 20 | 20 | 14 | 14 | 10 | 14 | 10 | 20 | 14 | 14 | 14 | 10 | 10 | 20 | 20 | 20 | 20 | 14 | 14 | 14 | 14 |
| M20 | SB FO SO | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M21 | SB LA cm | 15 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 15 | 15 | 12 | 15 | 12 | 12 | 15 | 15 | 15 | 15 | 12 | 15 | 12 | 9 | 15 | 15 | 15 | 12 | 15 | 15 | 12 | 15 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 |
| M22 | SB BR mm | 30 | 35 | 30 | 25 | 30 | 25 | 35 | 35 | 25 | 35 | 30 | 25 | 25 | 30 | 30 | 30 | 25 | 30 | 25 | 20 | 25 | 25 | 35 | 35 | 30 | 30 | 25 | 30 | 30 | 15 | 30 | 25 | 25 | 25 | 30 | 30 |
| M23 | SB LBIND | 5 | 3 | 4 | 5 | 4 | 5 | 4 | 4 | 5 | 4 | 4 | 5 | 6 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 6 | 6 | 4 | 3 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 8 | 4 | 5 | 5 | 5 | 4 | 4 |
| M24 | SB FARBE R | 0 | 0 | 0 | 0 | 15 | 0 | 0 | 0 | 15 | 0 | 0 | 5 | 25 | 0 | 0 | 0 | 0 | 25 | 15 | 0 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 0 | 0 | 0 | 15 | 10 | 0 | 5 | 5 | 15 | 15 |
| M26 | OB BH SO vil 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 5 | 2 |
| M27 | OB BH SO dru 1/qmm | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 |
| M29 | OB BH NO vil 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 5 | 2 |
| M30 | OB BH NO dru 1/qmm | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 |
| M31 | OB BH RA vil 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 |
| M32 | OB BH RA dru 1/qmm | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 |
| M33 | OB BH SU vil 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 |
| M34 | OB BH SU dru 1/qmm | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M35 | OB BH NU str 1/qmm | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M36 | OB BH NU vil 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 |
| M37 | OB BH NU dru 1/qmm | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 |

Tab. 17: Fortsetzung

| Merkmal | | Einheit | Komplex der Oenothera nutans Sippe / Merkmalsausspaltung | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 2 B | 4 A | 5 A | 5 B | 6 A | 6 B | 8 A | 8 B | 9 B | 1 0 B | 1 1 A | 1 1 B | 1 3 A | 1 4 B | 1 4 A | 1 6 A | 1 6 B | 1 7 A | 1 8 A | 1 0 B | 2 0 A | 2 2 B | 2 3 A | 2 4 B | 2 5 B | 2 6 A | 2 6 B | 2 7 A | 2 8 A | 2 8 B | 2 9 B | 3 0 A | 3 1 B | 3 1 A | 3 2 B | 3 3 A | 3 3 B |
| M38 | OB FO RA | | 10 | 10 | 10 | 10 | 30 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 0 | 0 | 10 | 14 | 14 | 10 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 |
| M39 | OB LA | cm | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 9 | 6 | 6 | 6 | 6 | 9 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 |
| M40 | OB BR | mm | 10 | 10 | 10 | 10 | 15 | 10 | 10 | 15 | 10 | 15 | 15 | 10 | 10 | 15 | 10 | 15 | 10 | 10 | 10 | 5 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 15 | 15 | 10 | 10 | 10 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 |
| M41 | OB LBIND | | 6 | 6 | 6 | 6 | 4 | 6 | 6 | 4 | 6 | 4 | 4 | 6 | 6 | 6 | 6 | 4 | 6 | 6 | 12 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 4 | 4 | 6 | 6 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| M42 | OB FARBE R | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M43 | HY LA | mm | 32 | 32 | 40 | 32 | 32 | 32 | 32 | 32 | 32 | 32 | 40 | 32 | 40 | 40 | 32 | 40 | 40 | 40 | 32 | 32 | 32 | 40 | 32 | 32 | 32 | 32 | 32 | 32 | 32 | 32 | 40 | 32 | 40 | 40 | 40 | 40 |
| M44 | HY BH | vil 1/qmm | 5 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M45 | HY BH | dru 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 |
| M46 | KN BH | vil 1/qmm | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 0 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 |
| M47 | KN BH | dru 1/qmm | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 8 | 5 | 5 | 5 |
| M48 | KN FO | | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 10 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 10 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 |
| M49 | KN LA | mm | 25 | 20 | 25 | 20 | 25 | 25 | 25 | 20 | 20 | 25 | 30 | 25 | 35 | 25 | 25 | 25 | 25 | 30 | 25 | 25 | 25 | 25 | 25 | 20 | 20 | 25 | 25 | 25 | 20 | 20 | 20 | 25 | 20 | 25 | 20 | 20 |
| M50 | KN BR | mm | 6 | 5 | 6 | 5 | 6 | 5 | 5 | 5 | 5 | 7 | 7 | 6 | 6 | 5 | 5 | 6 | 5 | 6 | 6 | 5 | 6 | 5 | 6 | 5 | 5 | 6 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| M51 | KN LBIND | *10 | 42 | 40 | 42 | 40 | 42 | 50 | 50 | 40 | 40 | 36 | 43 | 42 | 58 | 50 | 50 | 42 | 50 | 50 | 42 | 50 | 42 | 50 | 42 | 40 | 40 | 42 | 50 | 50 | 40 | 50 | 40 | 50 | 40 | 50 | 40 | 40 |
| M52 | KN FARBE Rk | | 15 | 20 | 15 | 5 | 20 | 20 | 10 | 20 | 15 | 25 | 15 | 10 | 20 | 20 | 20 | 15 | 10 | 25 | 15 | 20 | 15 | 15 | 20 | 15 | 20 | 20 | 25 | 20 | 10 | 10 | 15 | 15 | 5 | 20 | 5 | 5 |
| M53 | KZ LA | mm | 4 | 3 | 4 | 3 | 6 | 4 | 5 | 4 | 3 | 5 | 5 | 4 | 9 | 6 | 5 | 4 | 7 | 5 | 4 | 6 | 4 | 6 | 4 | 5 | 5 | 6 | 5 | 6 | 3 | 4 | 4 | 5 | 4 | 5 | 5 | 4 |
| M54 | KZ WI | | 10 | 30 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 0 | 10 | 0 | 10 | 10 | 0 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 0 | 10 | 0 | 0 | 10 |
| M55 | KR FO SI | | 28 | 32 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 32 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 6 | 10 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 | 28 |
| M56 | KR LA | mm | 20 | 15 | 20 | 15 | 20 | 20 | 20 | 15 | 15 | 20 | 25 | 15 | 25 | 25 | 20 | 20 | 20 | 25 | 20 | 20 | 20 | 20 | 20 | 15 | 15 | 20 | 20 | 20 | 15 | 15 | 15 | 20 | 15 | 20 | 15 | 15 |
| M57 | KR BR | mm | 25 | 15 | 20 | 15 | 20 | 20 | 20 | 15 | 15 | 20 | 25 | 15 | 30 | 25 | 20 | 20 | 20 | 25 | 20 | 20 | 20 | 20 | 20 | 15 | 15 | 20 | 20 | 20 | 15 | 15 | 15 | 20 | 15 | 20 | 15 | 15 |
| M58 | KR LBIND | *10 | 8 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 8 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 |
| M59 | ST AN | mm | 10 | 8 | 9 | 8 | 9 | 8 | 9 | 8 | 8 | 11 | 12 | 9 | 12 | 10 | 10 | 10 | 11 | 12 | 11 | 11 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 10 | 10 | 10 | 8 | 9 | 8 | 9 | 7 | 7 | 9 | 9 |
| M60 | ST FI | mm | 14 | 12 | 12 | 12 | 16 | 14 | 16 | 12 | 12 | 16 | 16 | 10 | 20 | 16 | 10 | 12 | 14 | 14 | 10 | 16 | 12 | 12 | 12 | 14 | 14 | 14 | 14 | 12 | 10 | 10 | 18 | 10 | 16 | 10 | 10 | 10 |
| M61 | NA LA | mm | 56 | 49 | 56 | 42 | 49 | 49 | 49 | 42 | 42 | 56 | 56 | 49 | 63 | 56 | 49 | 49 | 56 | 63 | 49 | 56 | 56 | 49 | 49 | 49 | 49 | 49 | 56 | 56 | 42 | 42 | 42 | 63 | 49 | 63 | 49 | 49 |
| M62 | NA NAA | mm | 4 | 3 | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 4 | 3 | 5 | 5 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 | 5 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| M63 | AUTOGAM | | 0 | 5 | 10 | 10 | 10 | 10 | 5 | 10 | 10 | 10 | 10 | 10 | 5 | 10 | 0 | 5 | 10 | 0 | 5 | 10 | 10 | 10 | 5 | 10 | 10 | 10 | 5 | 5 | 10 | 5 | 5 | 10 | 10 | 5 | 10 | 10 |
| M64 | FK BH | hir 1/qmm | 5 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M65 | FK BH | dru 1/qmm | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 8 | 5 | 5 | 5 | 5 | 8 | 8 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| M66 | FK LA | mm | 12 | 12 | 12 | 9 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 15 | 12 | 12 | 15 | 15 | 12 | 12 | 12 | 15 | 12 | 15 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 | 15 | 9 | 12 | 12 | 15 | 12 | 12 | 12 | 12 | 12 |
| M68 | SA FARBE Sb | | 15 | 20 | 20 | 15 | 25 | 10 | 25 | 10 | 15 | 10 | 15 | 10 | 25 | 15 | 0 | 20 | 20 | 10 | 10 | 10 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 25 | 20 | 15 | 0 | 20 | 5 | 20 | 10 | 10 | 0 | 0 |
| M69 | SA FARBE Sm | | 10 | 15 | 20 | 10 | 20 | 5 | 25 | 10 | 10 | 10 | 15 | 10 | 20 | 10 | 10 | 20 | 15 | 10 | 10 | 10 | 10 | 15 | 15 | 5 | 10 | 25 | 20 | 15 | 10 | 25 | 5 | 15 | 15 | 15 | 20 | 10 |
| M70 | SA FARBE P | | 10 | 15 | 15 | 15 | 15 | 10 | 20 | 5 | 10 | 10 | 20 | 15 | 15 | 15 | 20 | 15 | 10 | 10 | 20 | 10 | 20 | 15 | 15 | 20 | 20 | 15 | 15 | 15 | 20 | 15 | 15 | 15 | 10 | 10 | 25 | 10 |
| M73 | SA FO Gi | | 9 | 12 | 12 | 14 | 12 | 9 | 12 | 9 | 9 | 12 | 9 | 12 | 12 | 12 | 9 | 9 | 12 | 9 | 12 | 9 | 9 | 14 | 12 | 12 | 14 | 9 | 12 | 12 | 9 | 12 | 12 | 14 | 12 | 12 | 14 | 9 |
| M75 | RF BH | hir 1/qmm | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 5 | 8 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M76 | RF BH | dru 1/qmm | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 8 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 8 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| M77 | RF LA | mm | 40 | 40 | 30 | 30 | 30 | 35 | 30 | 35 | 35 | 30 | 35 | 40 | 30 | 35 | 35 | 35 | 30 | 35 | 40 | 40 | 40 | 35 | 35 | 30 | 30 | 30 | 35 | 30 | 30 | 30 | 35 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 |
| M78 | RF BR | mm | 7 | 7 | 7 | 7 | 6 | 7 | 6 | 6 | 7 | 7 | 7 | 8 | 6 | 8 | 7 | 7 | 6 | 7 | 8 | 7 | 8 | 6 | 8 | 7 | 8 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 8 | 7 | 6 | 7 | 6 |
| M79 | RF LBIND | *10 | 57 | 57 | 43 | 43 | 50 | 50 | 50 | 58 | 50 | 43 | 50 | 50 | 50 | 44 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 57 | 50 | 58 | 44 | 43 | 38 | 43 | 50 | 43 | 43 | 43 | 50 | 38 | 43 | 50 | 43 | 50 |

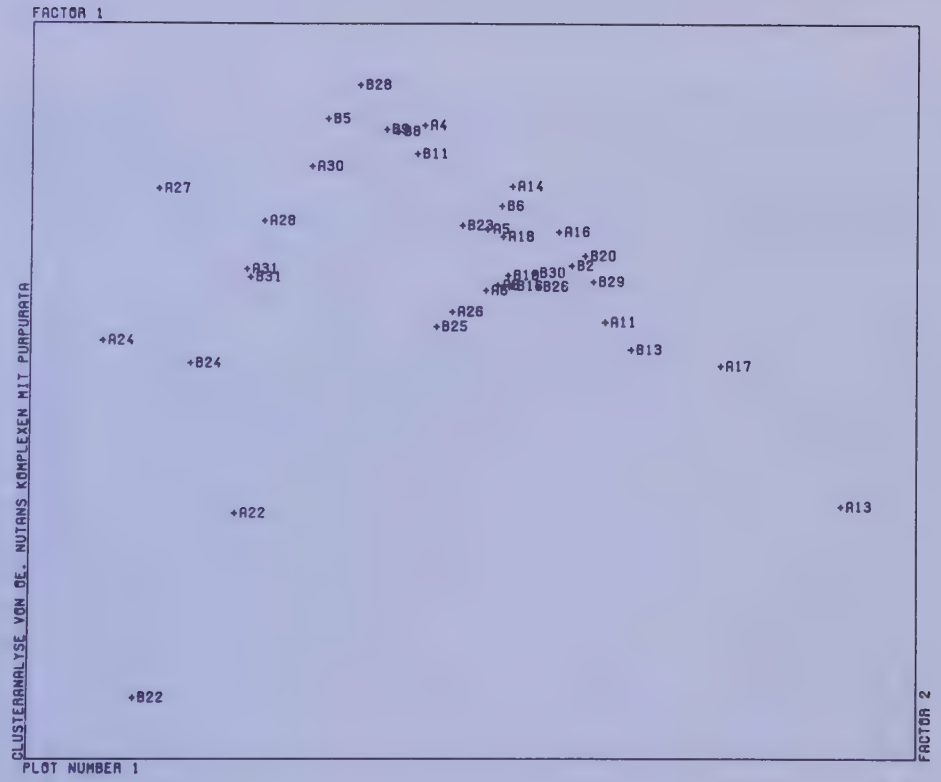


Abb. 17: Streudiagramm der Projektion von Oenothera nutans alpha-Komplex- und beta-Komplex-Verbindungen mit $^{h}$purpurata in die durch die zwei ersten Faktoren der Hauptkomponentenanalyse aufgespannte Ebene; A: alpha-Komplex-Verbindungen; B: beta-Komplex-Verbindungen; Ziffern der Komplexe der Sippen nach Tab. 1

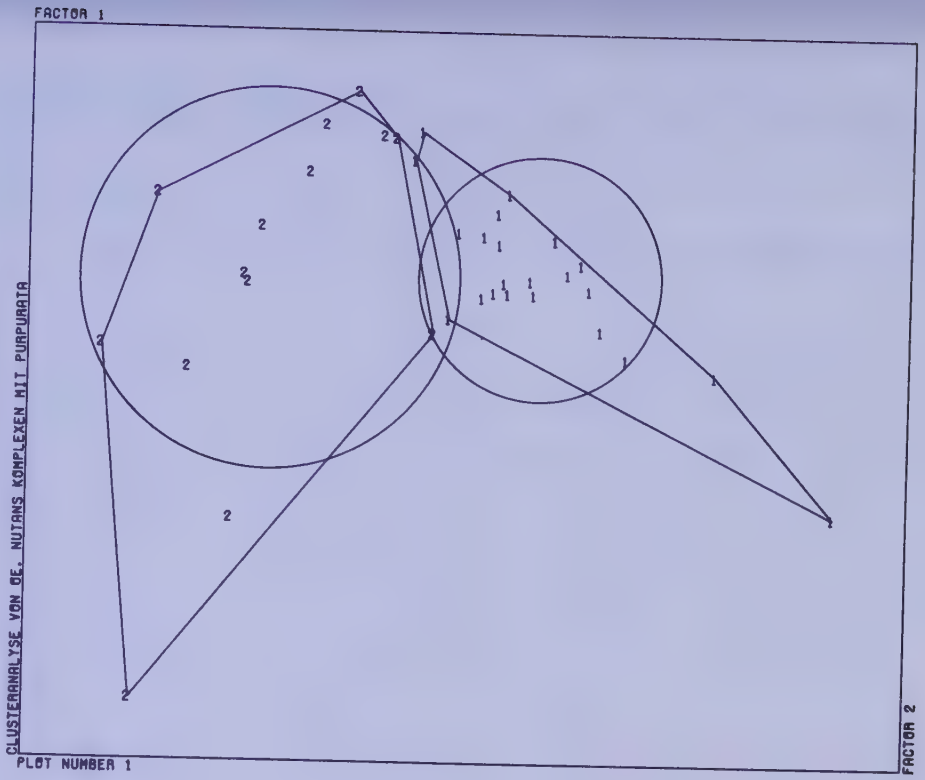


Abb. 18: Gruppierung der Oenothera nutans-Komplex-Verbindungen mit $^{h}$purpurata nach Euklidschen Distanzen und die Projektion der Gruppen in die zweifaktorielle Ebene; vgl. auch Abb. 12 und Abb. 17

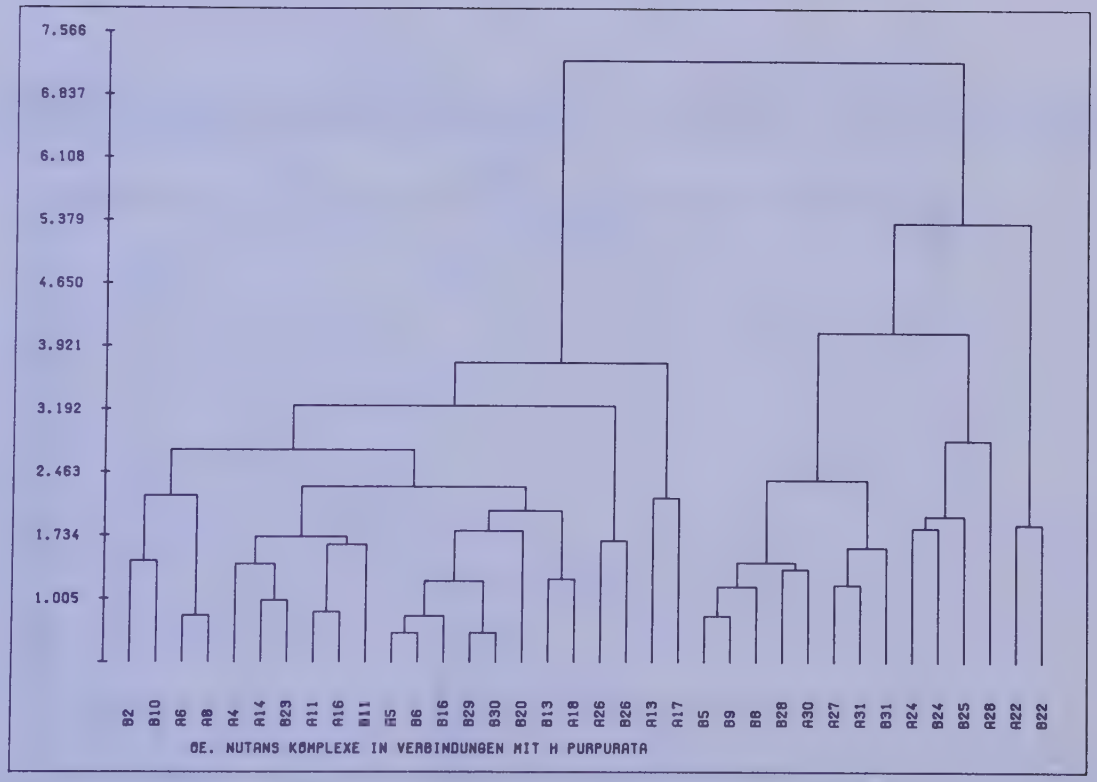


Abb. 19: Darstellung der Ähnlichkeit der Oenothera nutans-Komplex-Verbindungen mit $^{h}$purpurata als Dendrogramm; y-Koordinate: Abstandskoeffizient zwischen den Komplexverbindungen

ziproken Kreuzung identisch. Die Unterschiede zwischen den $^{h}$purpurata·nutans-Verbindungen sind weit weniger ausgeprägt, als es z. B. zwischen den Oenothera nutans-Sippen der Fall ist. Hier macht sich der bereits angedeutete kompensierende Einfluß des $^{h}$purpurata-Komplexes bemerkbar.

Die iterative Gruppierung nach Euklidischen Distanzen liefert zwei Gruppen (Abb. 17, 18, 19). Deutlich wird, daß oft die beiden Komplexe einer Sippe in Verbindung mit $^{h}$purpurata zueinander ähnlicher sind, als zu anderen $^{h}$purpurata·nutans-Komplexverbindungen. So weisen z. B. die alpha- und beta-Komplexe der Sippen Mt Pisgah (24), Highlands 2 (31), Klingmans Dome (28), Maggies Valley (26) eine jeweils relativ große Ähnlichkeit zueinander auf. Für weitere Sippen, von denen zur exakten Analyse aus technischen Gründen nicht von beiden Komplexverbindungen alle quantitativen Daten vorlagen, sind aufgrund rein habitueller Betrachtungen ähnliche Verhältnisse ermittelt worden, so z. B. bei den $^{h}$purpurata-Verbindungen der Sippen Grandfather Mtn 1 (19), Grandfather Mtn 2 (20), Wagon Road Gap (25).

Hingegen kann aus den Ergebnissen keine zu einer Gruppierung führende Ähnlichkeit zwischen den alpha-Komplexen oder zwischen den beta-Komplexen der Oenothera nutans-Sippen abgelesen werden. Eine eventuell zu erwartende Übereinstimmung der in dieser Analyse gefundenen Gruppen 1 und 2 zu den Gruppen 1 und 2, die aufgrund der Ähnlichkeitsanalyse der Stammsippen gefunden wurde, ist nur bedingt vorhanden.

### 3.9.3. Kreuzungen mit Oenothera hookeri, Oenothera villosa und verschiedenen Oenothera biennis-Sippen

Mit einigen Oenothera nutans-Sippen wurden Kreuzungen mit Oenothera hookeri, Oenothera villosa und Oenothera biennis-Sippen vorgenommen. Diese Kreuzungen dienen in erster Linie der Ermittlung von chromosomalen Segmentanordnungen. Die Bestimmung der aus den Kreuzungen hervorgegangenen Komplexverbindungen erfolgt anhand der bereits für

Tab. 18: Kreuzungen von Oenothera nutans mit A-Komplexen von Oenothera villosa und Oenothera hookeri

| Kreuzung | Anbau-Nr. | Oe.nutans-Komplex alpha | beta | Genom/Plastom Kombination |
|---|---|---|---|---|
| Mt Pisgah x Littleton 1 | 685 | 16 | 4 | BA-III, BA-III |
| Wagon Road Gap x Littleton 1 | 691 | 10 | 2 | BA-III/I,BA-III |
| Wagon Road Gap x Birch Tree 3 | 692 | 4 | 2 | BA-III,BA-III |
| Great Sm Mts 1 x Littleton 1 | 709 | 14 | 0 | BA-III |
| Pipers Gap x Littleton 1 | 715 | 8 | 0 | BA-III/I |
| Mitchell x hookeri Standard | 959 | 11 | 10 | BA-III/I,BA-III |
| Coudersport 1 x hookeri Standard | 962 | 17 | 3 | BA-III,BA-III |
| Elkins 1 x hookeri Standard | 963 | 24 | 0 | BA-III |
| Whitmer 2 x hookeri Standard | 964 | 22 | 6 | BA-III,BA-III |

die Kreuzungen mit $^{G}$albicans und $^{h}$purpurata beschriebenen Markierungsmerkmale der Oenothera nutans-Komplexe.

Die aus den Kreuzungen Oenothera nutans mit Oenothera villosa und Oenothera hookeri hervorgehenden Bastarde sind, wie die Verbindungen mit $^{G}$albicans und $^{h}$purpurata, BA-Verbindungen mit Plastom III (Tab. 18). Gelegentlich sind einzelne Pflanzen vom väterlichen Plastom I gescheckt. Im Habitus, Wuchsverhalten und Vitalität ähneln sie sehr stark rezenten Oenothera biennis-1 Sippen. Die Untersuchung der Diakinesekonfigurationen zeigt, daß in den untersuchten Fällen kein 14er-Ring auftritt (Tab. 7).

Bezüglich der komplexanalytischen Ergebnisse sowie des Vererbungsverhaltens der alpha- und beta-Komplexe von Oenothera nutans in Pollen und Eizelle, bringen diese Untersuchungen keine neuen Erkenntnisse. Sie decken sich für die hier untersuchten Oenothera nutans-Sippen weitgehend mit den Ergebnissen, die bei den Analysen mit $^{G}$albicans und $^{h}$purpurata gewonnen wurden. Auf eine ausführlichere Darstellung wird deshalb verzichtet. Die Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen sind in Kap. 3.6. dargestellt.

# 4. Diskussion

## 4.1. Die morphologische Ähnlichkeitsanalyse der Oenothera nutans-Sippen und ihrer Haploidkomplexe

Die in dieser Arbeit zur morphologischen Ähnlichkeitsanalyse angewandten multivariaten statistischen Klassifikationsverfahren sind in der Vergangenheit als Hilfsmittel in der Biologie, insbesondere in der Botanik, zurückhaltend angewandt worden (Titz 1982).

Seit ca. 1960 wurden unter dem Begriff 'numerische Taxonomie' geeignete mathematische Verfahren, insbesondere von Sneath & Sokal (1963; Übersicht vgl. Sneath & Sokal 1973) für biologische Anwendungen adaptiert und vor allem in der zoologischen Systematik genutzt. Die zeitweise sehr kontrovers geführte Diskussion über die Eignung und Anwendbarkeit dieser Verfahren (Kraus 1976; Khirdir & Wright 1982, Titz 1982), ist aufgrund neuerer Arbeiten, die diese Methoden anwenden, weitgehend zu ihren Gunsten entschieden worden (Thorpe 1976, 1979, 1980; Small 1978; Titz 1982; Felsenstein 1983*). Allerdings sind einige Vorbedingungen zu beachten, vor allem bezüglich der Auswahl, Erfassung und Codierung der Merkmale (Leuschner 1974, Opitz 1980, Hubac 1983) und der Auswahl geeigneter Verfahren (Opitz 1980, Dixon 1981, Titz 1982, Bollinger et al. 1983). Die Ergebnisse der Ähnlichkeitsanalysen sollten in der Regel lediglich als Interpretationshilfe für eine mögliche phylogenetische Ableitung angesehen werden, obgleich die auf reine Rechnung zurückgehenden Dendogramme (Phenograms) nach Jensen (1983) oft mit 'natürlichen' Stammbäumen gleichgesetzt werden können.

Die Anwendung dieser Methoden verfolgte in dieser Arbeit zwei Zielsetzungen. So sollten die bei der Aufzucht der Oenothera nutans-Sippen beobachteten habituellen Unterschiede weitgehend unabhängig von einer subjektiven Wertung einzelner Merkmale quantitativ erfaßt und objektiv verglichen werden. Darüber hinaus sollte auf

---

*) Felsenstein (1983) gibt eine umfassende Übersicht über neuere, grundlegende Arbeiten zu Methoden der numerischen Taxonomie.

der Ebene der haploiden Genkomplexe der Oenothera nutans-Sippen gleichfalls eine quantitative Beschreibung ihrer unterschiedlichen Komplexverbindungen in Bastarden mit der homozygotischen Oenothera purpurata und deren objektiver Vergleich versucht werden. Von besonderem Interesse waren dabei die beiden Komplexverbindungen je einer Sippe, die untereinander nur geringfügige Unterschiede im Gesamthabitus zeigten. Die erzielten Ergebnisse zeigen, daß die Art der angewendeten Merkmalsbeschreibung und -Codierung geeignet ist, die habituellen Unterschiede quantitativ erfaßbar und einer numerischen Auswertung mit multivariaten statistischen Verfahren zugänglich zu machen.

Die habituellen Unterschiede zwischen den Sippen werden durch die erreichte Gruppierung verdeutlicht. Ein retrospektiver Vergleich der so gewonnenen Gruppen mit den kultivierten Oenothera nutans-Sippen zeigt, daß die erreichte Klassifikation gut die morphologischen Ähnlichkeiten der Sippen ausdrückt. Die gewonnene Gruppierung kann deshalb bezüglich der morphologischen Ähnlichkeit als weitgehend realistisch angesehen werden.

Ein Vergleich dieser Ergebnisse mit der geographischen Herkunft der Sippen zeigt, daß die Sippen der Gruppe 1 eine überwiegend nördliche Verbreitung haben, während die Sippen der Gruppe 2 überwiegend im Süden des Verbreitungsgebietes beheimatet sind. Einzelne Sippen lassen sich allerdings nicht in dieses geographische Schema einordnen. So sind die Sippen Wymer, Seneca Creek und Pipers Gap relativ weit nördlich beheimatet, gehören der Klassifikation nach allerdings zur Gruppe 2. Ähnliches gilt in entgegengesetzter Richtung für die Sippe Klingmans Dome, die relativ weit südlich beheimatet ist, der Klassifikation nach aber zur Gruppe 1 zählt.

Weniger leicht interpretierbar sind die Ergebnisse, die der Vergleich der mit $^{h}$purpurata verbundenen Oenothera nutans-Haploidkomplexe liefert. Die Deutung der in den Abb. 17 bis 19 dargestellten Diagramme wird dadurch erschwert, daß nicht alle Oenothera nutans-Komplexe in die quantitative Analyse einbezogen werden konnten. Gründe hierfür sind darin zu suchen, daß bei einem Teil der Komplexverbindungen mit $^{h}$purpurata Wuchsstörungen auftraten, die die Bastard-Pflanzen so stark in ihrem Habitus veränderten, daß ein mor-

phologischer Vergleich für diese Verbindungen nicht möglich war.

Ferner mußte aufgrund der großen Anzahl der zu untersuchenden Verbindungen und der dabei zu analysierenden Merkmale eine Auswahl getroffen werden. Diese wurde auch durch äußere Faktoren mitbestimmt. So macht es die Methode erforderlich, daß modifikative Einflüsse auf den Phänotyp der Verbindungen weitgehend ausgeschaltet werden. Dies setzt voraus, daß für die Erfassung der Merkmale alle untersuchten Pflanzen unter den gleichen Bedingungen aufgezogen werden und alle Merkmale in dem gleichen Vegetationsabschnitt erfaßt werden. Aus technischen Gründen wurde deshalb ein repräsentativer Querschnitt der Komplexe ausgewertet. Die dabei erzielten Ergebnisse passen sich gut in das Gesamtbild ein.

Wie die entsprechenden Diagramme (Abb. 17 bis 19) zeigen, ist die in der Ähnlichkeitsanalyse der Oenothera nutans-Sippen erreichte Gruppierung in der Ähnlichkeitsanalyse der Haploidkomplexe in Verbindungen mit $^{h}$purpurata nicht ohne weiteres wiederzufinden. Dies ist auch nicht unbedingt zu erwarten, da das betrachtete Merkmalsspektrum - insbesondere die Merkmalsausprägungen - aufgrund der unterschiedlichen Voraussetzungen in den beiden Analysen nicht übereinstimmt. Während beim Vergleich der Oenothera nutans-Sippen das Zusammenwirken von jeweils zwei verschiedenen B-Komplexen erfaßt wird, handelt es sich bei der Analyse der Haploidkomplexe um die phänotypische Wirkung der verschiedenen B-Komplexe mit stets demselben A-Komplex $^{h}$purpurata. Auf diese Weise können die Unterschiede, die zwischen den einzelnen B-Komplexen bestehen, überhaupt erst erfaßt werden.

Beispielsweise ist bei den Oenothera nutans-Sippen die Orientierung der Brakteen im Gipfel eine andere als bei Oenothera purpurata. Während bei Oenothera nutans-Sippen die Brakteen immer nach innen geneigt sind, hat Oenothera purpurata schwach nach außen geneigte Brakteen. In Bastarden spaltet dieses Merkmal derart auf, daß ein Typ die Brakteenorientierung der Oenothera nutans-Sippen zeigt, der andere Typ die Brakteenorientierung von Oenothera purpurata.

Ein weiteres Beispiel ist die Rotnervigkeit der Blätter. Fast alle Oenothera nutans-Sippen sind rotnervig (R), während Oenothera purpurata weißnervig (r) ist. In den Bastarden spaltet dieses Merkmal

meistens auf, so daß man die beiden Typen Rr und rr bekommt (Tab. 15).

Epistatisch wirkende Faktoren aus Oenothera nutans-Sippen beeinflussen andererseits gelegentlich die Ausprägung von Merkmalen, die von Oenothera purpurata sonst dominant vererbt werden, wie z. B. die Intensität der Kelchblattfärbung (Abb. 14).

Meist wirkt der $^{h}$purpurata-Komplex allerdings dominant, so daß diejenigen Gene, die sich gegenüber den Allelen des $^{h}$purpurata Genoms rezessiv verhalten, nicht erfaßt werden können. Beispiele sind die Behaarung im Inflorescenzbereich, die Ausbildung einer Hauptinflorescenzachse oder die Form und Randausbildung der Blätter. Die entsprechenden Merkmale, die aufgrund ihrer unterschiedlichen Ausprägung bei den Sippen zur Unterscheidung beitragen, haben bei den Bastarden zwischen Oenothera nutans und $^{h}$purpurata wegen der Dominanz oder auch epistatischen Wirkung von $^{h}$purpurata gegenüber dem Oenothera nutans-Komplex keine diskriminierende Eigenschaft. Eine daraus resultierende Verschiebung des Merkmalsspektrums und eine wohl in der Regel aus multifaktoriellen Wirkungen resultierende andere Merkmalsausprägung beeinflussen das gefundene Ergebnis nicht unwesentlich, so daß die bei der Ähnlichkeitsanalyse der Stammsippen gefundene Gruppierung hier nicht wiedergefunden wird.

Eine eventuell zu erwartende Gruppierung nach alpha- und beta-Komplexen ist gleichfalls nicht gegeben. Dies wäre vielleicht dann zu erwarten, wenn man für die alpha- bzw. beta-Komplexe eine getrennte phylogenetische Entwicklung im Zusammenwirken mit verschiedenen A-Genomen in Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2 annimmt. Durch einen dann gelegentlich durch Crossing-over möglichen Genaustausch könnte es zu einer divergenten Entwicklung der B-Komplexe in Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2 kommen. Nach zufälliger Hybridisierung zusammentreffende B-Komplexe aus Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2 sollten dann größere Unterschiede aufweisen, zumindest auch morphologisch deutlich als alpha- bzw. beta-Komplex erkennbar sein. Dies könnte sich in einer Gruppierung nach alpha- und beta-Komplexen äußern.
Erkennbar ist dagegen, daß bei den Sippen der Gruppe 1 eine recht

große morphologische Ähnlichkeit aller, sowohl der alpha- als auch der beta-Komplexe untereinander besteht, insbesondere bei Komplexen aus eng benachbarten Sippen. So sind beispielsweise sehr ähnlich zueinander der alpha-Komplex der Sippe Laurel Fork und der beta-Komplex der Sippe Elkins 1; ferner die beta-Komplexe der Sippen Laurel Fork und Whitmer 1 mit dem beta-Komplex von Whitmer 2 oder aus dem südlicheren Teil des Verbreitungsgebietes, der beta-Komplex der Sippe Great Sm Mts 2 mit dem beta-Komplex der Sippe Highlands 1. Ein phylogenetisch gleicher Ursprung der ähnlichen Komplexe ist in diesen Fällen sehr wahrscheinlich.

Bei der Betrachtung der Gruppe 2 fällt auf, daß in der Ähnlichkeitsanalyse der Komplexe oft eine große Ähnlichkeit zwischen den beiden Komplexen je einer Sippe besteht, so z. B. die beiden Komplexe der Sippen Highlands 2, Mt Pisgah und Klingmans Dome. Dagegen unterscheiden sich die Komplexe verschiedener Sippen deutlicher. Der Schluß, daß die je zwei Komplexe dieser Sippen gleichen phylogenetischen Ursprungs sind, scheint berechtigt. Selbst wenn man ein sekundäres Angleichen der Komplexe durch selten vorkommendes Crossing-over nicht ganz ausschließen würde, sofern diese Sippen phylogenetisch unterschiedlichen Ursprungs wären, ist diese Annahme aufgrund der großen Merkmalsübereinstimmung beider Komplexe wenig wahrscheinlich.

## 4.2. Die Analysen der Blütenfarbe sulfurea und einiger Anthozyanmerkmale

In vier Oenothera nutans-Komplexen konnte der rezessive Faktor sulfurea (Renner 1942 a,b), der bisher nur aus dem albicans-Komplex (einem A-Genotyp) bekannt war, lokalisiert werden. Das gelegentliche Vorkommen in anderen Komplexen, wie flavens, rubens oder $^{h}$hookeri wurde bisher immer auf Crossing-over-Ereignisse in Verbindungen dieser Komplexe mit albicans zurückgeführt. Offensichtlich scheint der Faktor sulfurea jedoch, wie unsere Ergebnisse zeigen, des öfteren auch in Wildpopulationen des B-Genotyps vorzukommen. Möglicherweise ist der entsprechende Genlocus leicht

mutativen Einflüssen zugänglich. Andererseits ist nicht ganz auszuschließen, daß bei den vier Sippen, in denen der sulfurea Faktor gefunden wurde, die Entstehung einem einzigen Mutationsereignis entspringt; denn die Fundorte der Sippen liegen zwar einige 100 km auseinander, aber alle in der Nähe des Blue Ridge Parkway, einer touristisch stark frequentierten Straße. Anthropochorie kann deshalb nicht ganz ausgeschlossen werden. Allerdings wäre dann die Zusatzannahme erforderlich, daß in der Sippe Pipers Gap der Faktor durch Crossing-over vom alpha- auf den beta-Komplex übergegangen ist.

Weil der sulfurea-Faktor auch gelegentlich bei Oenothera-Arten auftritt, die anderen Subsektionen angehören (Stubbe pers. Mitt.), spricht mehr für eine mehrfache mutative Entstehung. Insofern ist dieses Merkmal für phylogenetische Überlegungen in unserem Zusammenhang wenig geeignet.

Die genetische Analyse der Anthozyanmerkmale zeigt, daß die Gene dafür in der Regel heterozygotisch in den Sippen vorliegen, wobei sie aufgrund der Komplexheterozygotie mit einer Kopplungsgruppe (Komplex) vererbt werden. Die Stabilität der Komplexe gegenüber Rekombinationsereignissen wie Crossing-over, machen die Anthozyanfaktoren zu idealen Markern, an deren kombiniertem Zusammenwirken die Komplexe leicht erkannt werden können. Die Faktoren sind dabei von Komplex zu Komplex unterschiedlich und unterschiedlich kombiniert, was zur Folge hat, daß die Rotfärbung von Blättern und Stengeln in weiten Grenzen streut. Auf diese Weise erhält jeder Komplex sein eigenes Gepräge.

Für die Beurteilung, ob die Anthozyanmerkmale für phylogenetische Schlüsse verwendet werden können, müssen wir folgendes berücksichtigen. Von der Absaat von Wildaufsammlungen der überwiegend strukturhomozygotischen Oenothera grandiflora-Sippen weiß man, daß innerhalb einer Population von fremdbestäubenden Pflanzen die Anthozyanmerkmale sehr stark variieren (Stubbe & Steiner unveröff.). Insofern ist es nicht erstaunlich, daß diese starke Variabilität auch bei Oenothera nutans-Sippen zu finden ist. Die Komplexheterozygotie bewirkt bei diesen allerdings, daß die Variabilität nur zwischen den Komplexen der Sippen auftritt. Geht man mit Harte (1948) davon

aus, daß die variierenden Merkmalsausprägungen auf multiple Allelie der Gene, verbunden mit Polymerie zurückzuführen sind, so deutet dies auf eine leichte mutative Beeinflußbarkeit hin.

Die Mannigfaltigkeit der Merkmalsausprägungen kann demnach beruhen auf häufigem Mutieren der Anthozyangene und auf Neukombinationen durch Bastardierungen. Dies trifft sicher für die Oenothera grandiflora-Populationen zu, bei denen die Durchmischung der Gene durch Fremdbestäubung noch weiter gefördert wird. Weil Oenothera nutans-Sippen weitgehend selbstbestäubend sind, wird bei ihnen jedoch die Durchmischung unterbunden. Daraus ergibt sich, daß Oenothera grandiflora-Populationen bezüglich dieser Gene heterogen sind, während die Oenothera nutans-Sippen, weil selbstbestäubend und komplexheterozygotisch, als Population je Komplex homogen sind. Betrachtet man die ganze Oenothera nutans-Gruppe, so sind sie jedoch heterogen.

Bezüglich der Phylogenie von Oenothera nutans läßt dies folgende Schlußfolgerungen zu. Sind die Gene für die Anthozyanmerkmale leicht mutativen Einflüssen zugänglich, so können neue Allele jederzeit auftreten und den Phänotyp einer Sippe verändern. Für phylogenetische Überlegungen sind sie dann nicht relevant.

Setzt man andererseits eine sehr geringe Mutabilität dieser Gene voraus, so muß man annehmen, daß die große Variabilität relativ ursprünglich ist. Dies würde bedeuten, daß bereits bei der Ausbildung der Oenothera nutans-Komplexe die Variabilität vorhanden war und die Gene durch die Anhäufung von reziproken Translokationen in unterschiedlichen Kombinationen in den Komplexen fixiert wurden. Eine Entscheidung, welche der zwei Möglichkeiten richtig ist, oder ob beide realistisch sind, ist zur Zeit nicht möglich. Neumutationen konnten bisher nicht beobachtet werden.

## 4.3. Pollenmorphologische Untersuchungen

Das Vorhandensein zweier Genkomplexe kommt in manchen Fällen in Größenunterschieden der Pollenkörner zum Ausdruck (Renner 1919 a,b). Die pollenmorphologischen Messungen (Abb. 2) ergaben, daß in weniger Fällen deutlich zwei Typen von potentiell vitalen Pollenkörnern zu unterscheiden sind. Dies trifft auf die Sippen Horseheads 2, Whitmer 1, Seneca Creek, Mitchell und Wagon Road Gap zu. Bei den Sippen Coudersport 1, Wymer, Laurel Fork, Elkins 1, Elkins 2, Dolly Sods, Grandfather Mtn 1, Grandfather Mtn 2, Bear Den Overlook, Deer Lick Gap, Maggies Valley, Klingmans Dome, Great Sm Mts 2 und Highlands 1 sind die Pollenkörner deutlich monotypisch. Bei den restlichen Sippen ist eine Entscheidung aufgrund der Messungen nicht ohne weiteres möglich.

In Kap. 3.2. wurde festgestellt, daß beide Komplexe der Oenothera nutans-Sippen vital im Pollen vorliegen. Der Prozentsatz der tauben Pollenkörner liegt meist deutlich unter 50 %. Die tauben Pollenkörner können dann durch Verteilungsstörungen, wie sie bei Strukturheterozygoten in der Meiose vorkommen, erklärt werden.

Macht man nun die Annahme, daß die zwei Größenklassen den Genomkomplexen entsprechen, kann man fragen, ob dieses Merkmal phylogenetisch verwendbar ist. Es ergeben sich in Verbindung mit den Ergebnissen der Komplexanalyse folgende theoretische Fälle (Übersicht 3):

1. Pollen einer Sippe monotypisch, die Komplexe morphologisch sehr unterschiedlich.
2. Pollen einer Sippe monotypisch, die Komplexe morphologisch ähnlich.
3. Pollen einer Sippe ditypisch, die Komplexe morphologisch sehr unterschiedlich.
4. Pollen einer Sippe ditypisch, die Komplexe morphologisch sehr ähnlich.

Der 1. Fall sollte dann auftreten, wenn die entsprechende Sippe aus Bastardierung zweier unterschiedlicher Eltern hervorgegangen ist und es zu einem sekundären Angleichen der Pollenkornmorphologie der Pol-

Übersicht 4: Einteilung der Oenothera nutans-Sippen nach den Ergebnissen der pollenmorphologischen Messungen und der Komplexanalysen

| Fall | Pollen | vererbter Komplexhabitus |
|---|---|---|
| 1 | monotypisch | different |
| | Sippen: Coudersport 1, Marienville 3 | |
| 2 | monotypisch | ähnlich |
| | Sippen: (Wymer, Elkins 1, Elkins 2, Whitmer 2, Boone 1/1, Boone 1/3, Boone 1/5, Boone 2, Boone 3, Boone 4) Laurel Fork, Dolly Sods, Grandfather Mtn 1, Grandfather Mtn 2, Bear Den Overlook, Deer Lick Gap, Mt Pisgah, Maggies Valley, Klingmans Dome, Great Sm Mts 1, Great Sm Mts 2, Highlands 1 | |
| 3 | ditypisch | different |
| | Sippen: Horseheads 1, Whitmer 1, Seneca Creek, Mitchell, Pipers Gap | |
| 4 | ditypisch | ähnlich |
| | Sippen: Wagon Road Gap, Highlands 2 | |

lenkörner gekommen ist, bzw. wenn die Pollenkörner der beiden Elternsippen zufällig gleichen Typs waren. Dieser Fall wurde lediglich bei den Sippen Coudersport 1 und Marienville 3 beobachtet.

Dem Fall 2 genügen die weitaus meisten der untersuchten Sippen. In einigen Fällen kann allerdings eine eindeutige Zuordnung nicht getroffen werden. Weitgehend ähnlich, insbesondere deutlich ähnlicher als in den Fällen 1 und 3, sind sich die beiden Komplexe der Sippen Laurel Fork, Dolly Sods, Grandfather Mtn 1, Grandfather Mtn 2, Bear Den Overlook, Deer Lick Gap, Mt Pisgah, Maggies Valley, Klingmans Dome, Great Sm Mts 1, Great Sm Mts 2 und Highlands 1. Eine Entstehung aus strukturhomozygotischen Populationen aufgrund von Anhäufung reziproker Translokationen kann für diese Sippen als gegeben angesehen werden. Die restlichen, in Übersicht 3 in Klammern gesetzte Sippen, gehören vermutlich auch in diese Gruppe. Jedoch kann nicht ohne weiteres wegen der breiten Streuung in der Pollengröße entschieden werden, ob der Pollen monotypisch oder ditypisch ist. Es ist anzunehmen, daß zumindest bei einigen der Sippen aus Boone aufgrund von Subletalfaktoren unter nicht ganz optimalen Entwicklungsbedingungen ein Pollentyp dazu neigt, zu degenerieren.

Im 3. Fall, bei dem neben ditypischem Pollen auch eine ausgeprägte morphologische Differenz der Komplexe auftritt, muß angenommen werden, daß diese Sippen aus Bastardierungen hervorgegangen sind. Die Elternpopulationen haben dabei jeweils eine unterschiedliche phylogenetische Entwicklung hinter sich, die für die ausgeprägten Merkmalsunterschiede verantwortlich ist.

Für die Sippen, die den 4. Fall repräsentieren, kann eine Entstehung wie im Fall 2 postuliert werden, wobei angenommen wird, daß sich die Haplonten,wie auch für die nicht ganz eindeutigen Sippen unter Fall 2 angenommen wird, morphologisch divergent entwickelt haben.

## 4.4. Zytologisches Verhalten und Segmentanordnungen

Eine wesentliche Stütze in der Argumentation Clelands hinsichtlich der Ableitung der Oenothera nutans-Sippen ist eine im wesentlichen konstante Übereinstimmung der Segmentanordnungen der von ihm und Mitarbeitern (Preer 1950; Cleland 1958; Cleland 1972) untersuchten beta-Komplexe. Diese Übereinstimmung betrifft einerseits die beta-nutans-Komplexe untereinander, andererseits aber auch die in ihrer Segmentanordnung wenig variierenden beta-Komplexe von Oenothera biennis-2. So haben die von Cleland (Übersicht 1972) analysierten beta-nutans-Komplexe durchgängig die Chromosomen mit der Endenbezifferung 1·2, 5·6 und meistens 7.10, die gegenüber der angenommenen ursprünglichsten Euoenotherenformel von Oenothera hookeri Sippe Johansen keine Veränderungen zeigen und deshalb als ursprünglich angenommen werden können. Diese werden auch in den meisten beta-biennis-2-Komplexen angetroffen. Ferner stimmen die Komplexe meist in den aus reziproken Translokationsvorgängen hervorgegangenen Chromosomen 3·8 bzw. 3·12 überein; die Chromosomen 11·13 und 4·14 bzw. 8.14 und 9·4 werden gelegentlich gefunden.

Anders und von Cleland nicht diskutiert, stellt sich die Situation hinsichtlich der alpha-nutans-Komplexe dar. Die von Cleland und Mitarbeitern gefundenen Segmentanordnungen differieren recht stark. So ist lediglich das Chromosom 11.12 der ursprünglichen Segmentanordnung meist zu finden. Alle anderen Chromosomen scheinen aufgrund ihrer Segmentanordnung eine divergente Translokationsgeschichte zu haben. Auch die in dieser Arbeit analysierten Segmentanordnungen der alpha-Komplexe der Sippen Mt. Pisgah, Pipers Gap und Great Sm Mts 1 zeigen wiederum gegenüber den bereits bekannten Segmentanordnungen und auch untereinander mehr oder weniger große Abweichungen. Die zytologischen Untersuchungen an alpha-nutans·alpha-nutans Bastarden zeigen sogar, daß die Abweichungen so groß sein können, daß die Bildung von 14er-Ringen zwischen verschiedenen alpha-nutans-Komplexen möglich ist. So z. B. bei dem Bastard alpha Horseheads 2·alpha Highlands 2.

In direktem Widerspruch zur These Clelands steht nun, daß die von ihm und Mitarbeitern (Übersicht Cleland 1972) analysierten alpha-Komplexe von Oenothera biennis-1 in ihren Segmentanordnungen weitgehend konstant sind und mit den alpha-nutans-Segmentanordnungen zwar in einem Fall übereinstimmen, sonst aber aufgrund der starken Divergenz innerhalb der Segmentanordnungen der alpha-nutans-Komplexe kaum Übereinstimmungen zeigen. Sollten die alpha-nutans-Komplexe wirklich aus Oenothera biennis-1 Populationen stammen, so sollte sich hier ein klareres Bild ergeben.

Ein Vergleich mit den in Oenothera grandiflora-Populationen gefundenen Chromosomenformeln (Steiner 1952; Übersicht Cleland 1972; Steiner & Stubbe 1984) zeigt, daß alle - bis auf das bei Oenothera grandiflora neu gefundene Chromosom 5·13 - translozierten und ursprünglichen Oenothera grandiflora-Chromosomen auch in Oenothera nutans-Komplexen gefunden werden. So sind in jedem der bisher analysierten Oenothera nutans-Komplexe mindestens ein, meist zwei oder mehr Chromosomen zu finden, die auch bei Oenothera grandiflora zu finden sind.

Berücksichtigt man, daß zur Differenzierung einer strukturheterozygotischen Oenothera-Sippe aus einer homozygotischen sechs Translokationsschritte genügen, z. B. in jedem der Komplexe drei (Wasmund & Stubbe unveröff.), so ist allein aufgrund der bisher bekannten Segmentanordnungen von Oenothera nutans- und Oenothera grandiflora-Sippen auch eine Differenzierung von Oenothera nutans-Sippen aus Oenothera grandiflora-Populationen denkbar.

Bei diesen Überlegungen muß allerdings berücksichtigt werden, daß aus den Segmentanordnungen nicht unbedingt phylogenetische Schlüsse gezogen werden können (Stubbe pers. Mitt.; Dietrich 1978), zumindest nicht auf höherer taxonomischer Ebene. So werden, wie es auch bereits die von Cleland (1972) zusammengestellten Segmentanordnungen zeigen, in verwandtschaftlich divergenten Gruppen teils identische Segmentanordnungen gefunden. Ein Vergleich der Segmentanordnungen innerhalb einzelner Arten und ihrer Komplexe läßt dagegen oft phylogenetische Rückschlüsse zu.

Nach kritischer Betrachtung dieser Situation scheint es nicht sinnvoll zu sein, nur aus den Segmentanordnungen phylogenetische Schlüs-

se zu ziehen. Denn leider wissen wir nicht, wie häufig reziproke Translokationen in natürlichen Populationen vorkommen. Eine Zeitabhängigkeit für ihre Anhäufung kann jedoch angenommen werden. Auffällig bleibt die Konstanz der Segmentanordnungen der bisher analysierten beta-Komplexe und die divergenten Segmentanordnungen der alpha-Komplexe von Oenothera nutans. Man muß sich fragen, ob hier möglicherweise ein Zusammenhang mit den in den alpha nutans-Komplexen lokalisierten Si-Faktoren besteht. Dies bleibt eine offene Frage.

## 4.5. Die Eliminierung der Homozygoten

Die von uns überprüfte Weitergabe der Oenothera nutans-Komplexe durch die Eizelle und durch den Pollen diente der Beantwortung der Frage nach dem Modus der Homozygoteneliminierung. Diese Frage konnte im wesentlichen aufgrund der Kreuzungsversuche beantwortet werden. Die Aufzucht und die zytologischen Untersuchungen an Pflanzen, die aus Selbstung der Sippen hervorgegangen sind, zeigte, daß keine homozygotischen Formen abgespalten werden. Die theoretisch zu erwartenden alpha·alpha- bzw. beta·beta-Verbindungen müssen daher durch ein System 'balancierter Letalfaktoren' (Muller 1917; Renner 1946) oder auf andere Weise eliminiert werden. Für die Euoenothera-Gruppe sind sporophytische und gametophytische Letalfaktoren sowie Gonenkonkurrenz bekannt (Renner 1915, 1917a, 1946; Übersicht vgl. Cleland 1972, S. 29).

Darüber hinaus verhindern die in der Euoenothera-Gruppe erstmals von Steiner (1964) bei Oenothera biennis-1, später auch von Stubbe (Stubbe & Raven 1979b) bei Oenothera grandiflora beobachteten Selbstinkompatibilitätsfaktoren die Entstehung von Homozygoten.[1)]

Die Untersuchungsergebnisse an den Oenothera nutans-Sippen zeigen, daß in dieser Gruppe drei Möglichkeiten der Homozygoteneliminierung realisiert sind.

---

1) Hinweise auf selektive Befruchtung, wie sie von Schwemmle (1953a,b) für die südamerikanischen Munzien nachgewiesen wurden, gibt es nicht.

### 4.5.1. Die Eliminierung der alpha.alpha-Homozygoten*)

Die alpha.alpha-Homozygoten werden fast durchgängig durch ein System von Selbstinkompatibilitätsfaktoren eliminiert. Die Si-Faktoren sind in den darauf getesteten Fällen zwischen den Sippen gewöhnlich verschieden. Nur in einem Fall konnte Übereinstimmung zwischen zwei geographisch eng benachbarten Populationen gefunden werden.

Bei denjenigen Sippen, bei denen keine Si-Faktoren festgestellt werden konnten, weil der Eizellenkomplex nicht durch den Pollen ging und deshalb nicht an $^{G}$albicans angelagert werden konnte, erfolgt die Eliminierung der alpha.alpha-Homozygoten aufgrund gametophytischer Letal- oder Subletalfaktoren, die auch bei den restlichen Sippen das Si-System überlagern. So war insgesamt bei den Kreuzungen mit $^{G}$albicans und $^{h}$purpurata nur ausnahmsweise eine 1:1 Segregation der beiden Phänotypen (alpha-nutans und beta-nutans) festzustellen. Da immer mit einer reichlichen Menge Pollen bestäubt worden ist, kann man hier auf unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten der Pollenschläuche und damit Pollenschlauchkonkurrenz (Correns 1917, 1921; Heribert-Nilsson 1920, 1923) zwischen den alpha- bzw. beta-Komplex-determinierten Pollenkörnern der Oenothera nutans-Sippen schließen. Ganz extrem dürften die Verhältnisse in den Fällen sein, wo die Nachkommenschaft einförmig war, so bei den Kreuzungen, bei denen die Sippen Horseheads 2, Marienville 3, Whitmer 2, Seneca Creek, Grandfather Mtn 1, Grandfather Mtn 2 und Deer Lick Gap als Vater verwendet wurden. Die Überprüfung des Pollens ergab in diesen Fällen, daß beide Oenothera nutans-Komplexe, wie auch bei den restlichen Sippen, vital in den Pollenkörnern vorliegen. So lag der Prozentsatz der potentiell fertilen Körner bei diesen Sippen zwischen ca. 60 % und 70 %, lediglich bei Marienville 3 bei nur 49 %, so daß hier möglicherweise der alpha-Komplex durch taube Pollenkörner repräsentiert ist. Zertationsversuche, wie sie von Heribert-Nilsson (1920, 1923) bei Oenothera lamarckiana zum Nachweis der Pollenschlauchkonkurrenz angewandt wurden, sind für die untersuchten Oenothera nutans-Sippen einer gesonderten Arbeit vorbehalten.

---

*) vgl. hierzu Tab. 13 Seite 67 und Tab. 16 Seite 79

Mikroskopische Untersuchungen an keimenden Pollenkörnern der Sippen Seneca Creek und Grandfather Mtn 1 auf Fremdnarben zeigten, daß bei diesen Sippen das Wachstum eines Teils der Pollenschläuche extrem langsam erfolgt. Möglicherweise ist aufgrund endogener Faktoren das Erreichen der Samenanlagen gar nicht mehr möglich. So zeigte sich 5 1/2 Stunden nach der Bestäubung mit geringen Pollenmengen, daß ein Teil der Pollenschläuche den Griffel fast vollständig durchwachsen hatte. (Länge ca. 50 mm), während andere Pollenschläuche (ca. 50 %) eine Länge von nur 60 µm erreichten.

### 4.5.2. Die Eliminierung der beta·beta-Homozygoten

Die Geschlechtsbindung der Oenothera nutans-Komplexe in der Eizelle läßt sich aus den Ergebnissen der Samenproben bei Selbstung und derjenigen Kreuzungen ableiten, bei denen Oenothera nutans-Sippen als mütterliche Eltern verwendet wurden.

Die tauben Samen stellen theoretisch die potentiellen beta·beta-Verbindungen dar, weil die alpha·alpha-Homozygoten entweder durch die vorhandenen Si-Faktoren oder aber durch gametophytische Pollenletal- oder Subletalfaktoren an ihrer Entstehung gehindert werden. Durch einen homozygotisch letal wirkenden Faktor werden dabei die beta·beta Embryonen in den Samen an ihrer Ausdifferenzierung gehindert.

Theoretisch müßte man 50 % taube Samen erwarten, wie es z. B. bei Oenothera wolfii Sippe Petrolia der Fall ist (Wasmund 1980). Bei den hier untersuchten Oenothera nutans-Sippen trifft dies lediglich bei der Sippe Mitchell zu.

Aus Tab. 16 geht hervor, daß bei den Oenothera nutans-Sippen auch die von Renner (1921 a) gefundene Embryosackkonkurrenz wirksam ist. Wie man sieht, ist das System hier noch nicht perfektioniert, daher schwankt auch die Anzahl tauber Samen bei Selbstungen. Eine meistens gute Korrelation zwischen den Anteilen der tauben Samen und den in Kreuzungen gefundenen beta-Phänotypen bestätigt indirekt, daß es sich bei den tauben Samen im wesentlichen um die beta·beta-Homozygoten handelt.

Im beta-Komplex lokalisierte Subletalfaktoren bewirken in der Eizelle, daß bei der Embryosackkonkurrenz der beta-Komplex dem alpha-Komplex unterlegen ist. Daraus resultiert, daß durch die Eizelle überwiegend alpha-Komplexe vererbt werden. Das System ist insgesamt allerdings weiter entwickelt, als bei der Pollenschlauchkonkurrenz. Lediglich die Sippe Mitchell scheint über keine Embryosackkonkurrenzfaktoren zu verfügen. Bei den meisten Sippen liegt die Quote der durch den Embryosack vererbten alpha-Komplexe gegenüber den beta-Komplexen deutlich über 70 %. Die Sippen Horseheads 2, Wymer und Great Sm Mts 1 vererben in Kreuzungen nur alpha-Komplexe durch die Eizelle. Auch hier ist also bei den meisten Sippen das Endstadium einer vollkommenen Heterogamie noch nicht erreicht. Dazu wäre es notwendig, daß der alpha-Komplex einen stets wirksamen Pollenletalfaktor und der beta-Komplex einen stets wirksamen Embryosackletalfaktor besitzt.

Warum ist dieses für viele komplexheterozygotischen Euoenotheren charakteristische Endstadium der Entwicklung bei den Oenothera nutans-Sippen noch nicht erreicht? Denkbar sind zwei Möglichkeiten: Wenn die Oenothera nutans-Sippen aus phylogenetischer Sicht als alt zu bezeichnen sind, müßte man annehmen, daß die als ursprünglich anzusehenden Si-Faktoren nicht durch ein rationeller wirkendes System von Pollenletalfaktoren verdrängt worden sind, weil ein entsprechender Selektionsdruck fehlte. Die Embryosackkonkurrenzfaktoren haben wegen ihrer rationelleren Wirkungsweise die ursprünglicheren sporophytischen Letalfaktoren dagegen schon weitgehend verdrängt.

Geht man dagegen davon aus, daß Oenothera nutans-Sippen phylogenetisch relativ jung sind, muß man bezüglich der Si-Faktoren annehmen, daß der vergangene Zeitraum für die Erwerbung von Pollenletalfaktoren in den alpha-Komplexen noch nicht ausgereicht hat. Andererseits hat der vergangene Zeitraum aber ausgereicht, um sporophytische Letalfaktoren in den beta-Komplexen zu etablieren. Darüber hinaus sind Faktoren vorhanden, die die Gonenkonkurrenz ermöglichen. Ob vielleicht auch sporophytische Letalfaktoren in alpha-Komplexen vorhanden sind, kann nicht geprüft werden, weil alpha·alpha-Homozygoten wegen der vorhandenen Si-Faktoren nicht realisiert werden können.

### 4.5.3. Evolution der Homozygoteneliminierung

Die Eliminierung der Homozygoten wird bei den Oenothera nutans-Sippen auf drei Ebenen realisiert.

1. Ein Si-System, welches immer nur in einem der beiden Komplexe, dem alpha-Komplex, wirksam ist und verhindert, daß die alpha·alpha-Homozygoten entstehen.
2. Sporophytische Letalfaktoren, welche die beta·beta-Homozygoten an der Entstehung hindern. Sie wirken nicht sehr rationell, da ihr Auftreten mit der Produktion tauber Samenkörner verbunden ist.
3. Gametophytische Letal- und Subletalfaktoren in Form von Gonenkonkurrenzfaktoren. Dies sind
   a) Embryosackkonkurrenz bei der Differenzierung des Embryosacks
   b) Pollenschlauchkonkurrenz bei der Befruchtung.

Eine vierte denkbare Ebene, in Form von gametophytischen Letalfaktoren, die zu einer echten Heterogamie führen, ist noch nicht erreicht.

Hinsichtlich der drei realisierten Ebenen sind die untersuchten Oenothera nutans-Sippen unterschiedlich weit entwickelt. Die vorgegebene Reihung ergibt sich aus folgenden Überlegungen. Nach Raven (1979) ist innerhalb der Onagraeae das Vorhandensein von Si-Faktoren als ursprünglich anzusehen. Insbesondere wird innerhalb der Euoenotheren und dort bei den B-Komplexen eine Ursprünglichkeit der Si-Faktoren angenommen (Steiner & Stubbe 1984). Bei den untersuchten Oenothera nutans-Sippen sind Si-Faktoren in der Regel zu finden. Sie sind dabei in nur einem der beiden Komplexe wirksam.

Gonenkonkurrenzfaktoren, die den wachsenden Pollenschlauch in seiner Wachstumsgeschwindigkeit beeinflussen, sind als Subletalfaktoren auf einem abgeleiteteren Niveau einzuordnen. In Kreuzungen machen sie sich bemerkbar, wenn die Rate der durch den Pollen vererbten Komplexe von einem 1:1 Verhältnis signifikant abweicht. In der Regel

sind hiervon die alpha-Komplexe der Oenothera nutans-Sippen betroffen; es gibt aber auch Fälle, in denen der beta-Komplex eine schwächere Konstitution im Pollen hat, bei den analysierten Sippen z. B. die Sippen Great Sm Mts 1, Boone 3, Maggies Valley. Bei Selbstung hat der beta-Komplex-determinierte Pollen nur deshalb eine relativ gute Chance, die Samenanlagen zu erreichen, weil der alpha-Komplex-determinierte Pollen durch den Si-Faktor gehemmt wird.

Keine Pollenschlauchkonkurrenz ist zu finden bei den Sippen Dolly Sods, Elkins 1, Great Sm Mts 2 und Pipers Gap. Bei allen anderen ist eine deutliche Schwäche des alpha-Komplex-determinierten Pollens zu verzeichnen, die bis zu einer totalen Dominanz des beta-Komplex-determinierten Pollens führt. So ist bei den Sippen Horseheads 2, Marienville 3, Whitmer 2, Seneca Creek, Grandfather Mtn 1, Grandfather Mtn 2 und Deer Lick Gap das Wachstum der Pollenschläuche der alpha-Komplex-determinierten Pollenkörner soweit eingeschränkt, daß unter normalen Bestäubungs-Bedingungen keine Befruchtung erfolgt.

Innerhalb der Oenothera nutans-Gruppe ist also ein kontinuierlicher Übergang in der Art der Eliminierung der alpha·alpha-Homozygoten zu finden. Von ursprünglicher Selbstinkompatibilität ausgehend, sind die Oenothera nutans-Sippen auf dem Wege, Gonenkonkurrenzfaktoren auszubilden. Ansätze eines Übergangs zu echten Pollenletalfaktoren sind andeutungsweise vorhanden.

Das System der gametophytischen Letalfaktoren ist demzufolge noch nicht perfektioniert, wie es z. B. bei den komplexheterozygotischen Oenothera villosa-Sippen oder auch bei den Oenothera parviflora- und Oenothera oakesiana-Sippen, gelegentlich auch bei Oenothera biennis-2-Sippen, der Fall ist. Bei diesen Arten geht ein Komplex gar nicht mehr durch den Pollen und ist so ein reiner Eizellenkomplex geworden.

Dieses stark abgeleitete Niveau haben die Oenothera nutans-Sippen noch nicht erreicht. Möglicherweise fehlt aufgrund des bei Selbstung gut funktionierenden Si-Systems ein entsprechender Selektionsdruck, wie er z. B. bei den Oenothera villosa-Sippen, bei denen bisher noch keine Si-Faktoren nachgewiesen werden konnten, gegeben ist.

Obgleich man über das wahre phylogenetische Alter der Sippen keine Aussagen machen kann, ist angesichts der Tatsache, daß sowohl sporophytische Letalfaktoren als auch gametophytische Subletalfaktoren vorhanden und wirksam sind, die Annahme berechtigt, daß die Oenothera nutans-Sippen relativ alt sind.

## 4.6. Die phylogenetische Ableitung von Oenothera nutans

Die Synthese der oben diskutierten Ergebnisse ermöglicht es, die phylogenetische Ableitung der Oenothera nutans-Sippen auf der Grundlage der durchgeführten experimentellen Untersuchungen neu zu durchdenken.

Die Versuche zur synthetischen Rekonstruktion von Oenothera nutans zeigen, daß eine Bastardierung zwischen Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2 möglich ist. Demnach könnten die Bastardierungen unter gewissen Voraussetzungen auch in der Natur vorkommen. Voraussetzungen hierfür wären, daß sich die Verbreitungsgebiete und die Blütezeit überschneiden. Entsprechende Untersuchungen von Steiner (pers. Mitt.) im südlichen Michigan zeigten dagegen kein einziges Vorkommen von BB-Verbindungen im gemeinsamen Areal von Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2. Verhindert wird dies wohl wegen der in Kultur zu beobachtenden unterschiedlichen Blütezeiten von Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2. So sind die Oenothera biennis-2-Sippen in der Regel bereits verblüht, wenn die Oenothera biennis-1-Sippen zu blühen beginnen. Hinzu kommt, daß wegen der meist ausgeprägten Autogamie eine Fremdbestäubung und damit eine Bastardierung in der Regel nicht eintritt. Die Entstehung von Bastarden zwischen Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2 wäre demnach eine seltene Ausnahme.

Unsere Kreuzungsexperimente haben ergeben, daß sich diese Bastarde mit der Genom-Kombination BB von den Oenothera nutans-Sippen habituell unterscheiden und daß sie gegenüber den Eltern vom Genotyp AB zu schwach sind um sich zu behaupten.

Hinzu kommt, da sie in der Regel keinen 14er-Ring in der Diakinese bilden, daß sie bei Selbstung in mehrere Typen aufspalten, wobei Kombina-

tionen entstehen, in denen die Letal- bzw. Subletalfaktoren homozygotisch vorliegen. Dies führt dann zu einer weiteren Schwächung und wahrscheinlich zum Aussterben der neu entstandenen Population. Deshalb kann man es verstehen, wenn solche BB-Populationen heute nicht gefunden werden.

Diese Überlegungen gelten auch für den Fall, daß einer der Kreuzungspartner Oenothera parviflora ist.

Ob vor einigen tausend Jahren die Situation für solche Bastardierungen günstiger war, ist schwer zu beurteilen; immerhin ist es denkbar, daß sich damals noch nicht so viele subletale Faktoren angesammelt hatten und solche Bastarde deshalb vitaler waren. In diesen Fällen hätte die Clelandsche Hypothese der Entstehung von Oenothera nutans (syn. Oenothera biennis-3) Gültigkeit.

Die denkbare Alternative für die Evolution der Oenothera nutans bleibt die unmittelbare Entstehung aus ursprünglichen Oenothera grandiflora-Populationen.

Die Analyse der morphologischen Merkmale, einschließlich der pollenmorphologischen, zeigt, daß die Komplexe je einer Oenothera nutans-Sippe meist eine große Ähnlichkeit aufweisen. Die Tatsache, daß andererseits die Komplexe von Sippe zu Sippe eine geringere morphologische Ähnlichkeit haben, kann so verstanden werden, daß die Ausgangsform nicht nur ein einziges Mal entstanden ist. Wenn ausnahmsweise Komplexe verschiedener Sippen doch übereinstimmen, wie es vorwiegend für den nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes festgestellt wurde, kann man auch einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung annehmen.

Insgesamt kann hieraus abgeleitet werden, daß zumindest bei den zu Gruppe 2 (Kap. 3.5) bzw. Fall 2 und 4 (Kap. 4.3.) zählenden Sippen die beiden Komplexe je einer Sippe aus gemeinsamen Elternpopulationen stammen. Dies ist aber nur möglich, wenn sich die einzelnen Sippen durch Anhäufung von reziproken Translokationen aus ehemals strukturhomozygotischen Populationen zu komplexheterozygotischen Sippen entwickelt haben.

Die Anwesenheit von Si-Faktoren in Oenothera grandiflora-Sippen und in Oenothera nutans-Sippen, die gleiche Grundgenomkonstitution BB in beiden Arten, verbunden mit einer großen Zahl identischer Merkmale und der gleiche Plastomtyp III[1)] machen es für die südliche Gruppe wahrscheinlich, daß diese Oenothera nutans-Sippen aus Oenothera grandiflora-ähnlichen strukturhomozygotischen Populationen hervorgegangen sind.

Wir können nun für die Phylogenie der Oenothera nutans-Sippen im Einklang mit den gefundenen Ergebnissen folgende Modellvorstellung ableiten.

In ursprünglichen, strukturhomozygotischen Oenothera grandiflora-ähnlichen Populationen, die heterozygotisch Si/Sc waren, haben sich reziproke Translokationen angereichert, die primär zur Bildung von kleinen Ringen in der Diakinese führen. Hierdurch wurden einzelne, heterozygotische Merkmale ringgebunden, konnten allerdings immer noch wegen fehlender Letalfaktoren segregieren. Sobald das Chromosom mit dem Si-Faktor in den Ring einbezogen war, konnte es, verbunden mit einem allmählichen Übergang zur Selbstbestäubung, zu einer ersten Stabilisierung des Ringes kommen. Strukturhomozygotische Typen konnten nur noch als Sc/Sc-Typen abgespalten werden. Die Ringbildung führt zur Ausbildung einer Kopplungsgruppe für alle ringgebundenen Gene (Komplex). Wenn nun der den Sc-Faktor enthaltende Komplex auf irgendeine Weise einen rezessiven sporophytischen Letalfaktor erwirbt, ist dies für die komplexheterozygotischen Nachkommen unschädlich. Es wird jedoch die Abspaltung von Sc/Sc-Homozygoten verhindert. Bezüglich der an der Ringbildung beteiligten Chromosomen ist jetzt eine Stabilisierung erreicht. Gleichzeitig ist festgelegt, welche der an der Ringbildung beteiligten Chromosomen den künftigen alpha-Komplex repräsentieren und welche den beta-Komplex. Durch weitere reziproke Translokationen kann sich dann im Folgenden eine vollkommen komplexheterozygotische Sippe differenzieren. Insgesamt sind hierzu lediglich sechs Translokationsschritte erforderlich.

---

1) Alle Kreuzungsergebnisse zeigen, daß die Oenothera nutans-Sippen mit Plastom III ausgestattet sind. Restriktionsmusteranalysen der Plastiden-DNA (Wasmund & Bisanz unveröff.) zeigen gleichfalls, daß alle untersuchten Oenothera nutans-Sippen Plastom III haben.

Dieser Weg der Differenzierung von komplexheterozygotischen Oenothera nutans-Sippen aus verschiedenen Oenothera grandiflora-ähnlichen Populationen kann mit Sicherheit für die meisten der im südlichen Raum verbreiteten Sippen angenommen werden. Wahrscheinlich gilt dies auch für den größten Teil der nördlichen Oenothera nutans-Sippen. Diese sind wahrscheinlich älter als die südlichen, denn auf dem Wege der Gonenkonkurrenz sind die nördlichen Sippen in Richtung Heterogamie weiter fortgeschritten; die Sippe Horseheads 2 ist sogar vollkommen heterogam. Diesem Schluß liegt die Annahme zugrunde, daß die Entwicklung zur Heterogamie abhängig von der Zeit seit der Entstehung der Komplexheterozygotie ist.

Zeitabhängig ist auch die Anhäufung reziproker Translokationen bei den Chromosomensätzen (Kap. 4.4.). Innerhalb der alpha-Komplexe der Oenothera nutans-Sippen ist die Verschiedenheit der Segmentanordnungen so groß, daß auch daraus auf ein hohes Alter geschlossen werden kann. Für die beta-Komplexe der Oenothera nutans-Sippen ist die Verschiedenheit der bisher bekannten Segmentanordnungen geringer (vergl. Cleland Übersicht 1972). Dieses Bild kann sich möglicherweise ändern, wenn eine größere Anzahl von Sippen analysiert worden ist.

Betrachtet man in diesem Zusammenhang die Chromosomenformeln der alpha-Komplexe von Oenothera biennis-1 und der beta-Komplexe von Oenothera biennis-2 (beides B-Komplexe), so stellt man eine relativ große Übereinstimmung jeweils innerhalb der alpha- und der beta-Komplexe dieser Arten fest. Außerdem herrscht eine relativ große Übereinstimmung zwischen den beta-Komplexen von Oenothera biennis-2 und Oenothera nutans.

Während Cleland (1972) das letztere als Argument benutzte, um Oenothera nutans als Bastard zwischen Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2 aufzufassen, neigen wir zu der Annahme, daß Oenothera nutans einer der Eltern von Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2 gewesen ist. Die große relative Einheitlichkeit der alpha-biennis-1-Komplexe läßt sich nämlich eher so deuten, daß eine bestimmte Oenothera nutans-Sippe einer der Eltern von Oenothera biennis-1 war, als umgekehrt.

Die Mannigfaltigkeit der alpha-nutans-Formeln geht dann offenbar auf die Mannigfaltigkeit der Segmentanordnungen von Oenothera grandflora-Populationen zurück (Steiner & Stubbe 1984). Die relative Einheitlichkeit der beta-Komplexe von Oenothera biennis-2 und Oenothera nutans steht hierzu nicht im Widerspruch.

Zu der Annahme, daß Oenothera nutans älter ist als Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2, führen uns folgende Überlegungen. Die bisher bekannten Mechanismen, die zu reziproken Translokationen bei Oenothera führen, nämlich das illegitime Crossing-over (Emerson 1935, 1936) und das Interlocking (Catcheside 1931; Oehlkers 1937; Renner 1943) können sich in homozygotischen Populationen offensichtlich besser behaupten, als bei rein komplexheterozygotischen Sippen, weil sie keinerlei negative Folgen für den Genotyp haben. Bei komplexheterozygotischen selbstbestäubenden Sippen dagegen führen reziproke Translokationen häufiger zu untauglichen Mischkomplexen, wie schon Renner (1943) zeigen konnte. Zum Teil sind hierfür die balancierten Letal- und Subletalfaktoren verantwortlich. Ferner muß man an disharmonische Kombinationen im übrigen Genbestand denken.

Eventuell entstehende Translokationshomozygoten (Renner 1943) sind erfahrungsgemäß weniger vital, als die komplexheterozygotischen Ausgangsformen.

So wirken die Mechanismen der Selbstbestäubung, in Verbindung mit den balancierten Letalfaktoren, einer weiteren Differenzierung der Segmentanordnungen bei komplexheterozygotischen Sippen weitgehend entgegen. Daraus wird die relativ große Einheitlichkeit der Segmentanordnungen von Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2, und zwar sowohl ihrer A- als auch ihrer B-Komplexe, verständlich. Die Einheitlichkeit der Oenothera biennis-1 und Oenothera biennis-2-Formeln legt nahe, daß ihre hybridogene Bildung ein weniger häufiges Ereignis war.

Die komplexheterozygotische Oenothera biennis ist das Produkt der Kreuzung von Populationen vom Genotyp A (im Sinne von Stubbe 1959) mit einer B-Genotyp-Population. Diese Bastardbildung ist am erfolgreichsten, wenn sie sich zwischen zwei Populationen abspielt, die bereits komplexheterozygotisch sind. Das bedeutet, daß für die Bil-

dung der Oenothera biennis-Sippen (sowohl biennis-1 wie biennis-2) Oenothera villosa-Vorfahren vom Genotyp AA und Oenothera nutans-Vorfahren vom Genotyp BB in Betracht kommen. Daraus ergibt sich, daß Oenothera nutans und auch Oenothera villosa älter sein müssen als Oenothera biennis.

## 5. Zusammenfassung

Von Oenothera nutans wurden 27 im Verbreitungsgebiet neu gesammelte und 4 von Cleland übernommene Sippen analysiert. Die Art wurde zytologisch bezüglich ihrer Chromosomenkonfigurationen, genetisch bezüglich der Vererbung charakteristischer Merkmale, insbesondere der Selbstinkompatibilitätsfaktoren (Si) und der der Homozygoteneliminierung dienenden Letal- und Subletalfaktoren sowie eingehend kreuzungsgenetisch und morphologisch von uns untersucht.

Oenothera nutans ist eine permanente Strukturheterozygote mit 14er-Ring oder mit 12,2-Konfiguration in der Diakinese.

Die Art ist nicht nur strukturheterozygotisch, sondern auch komplexheterozygotisch. Beide Komplexe gehören dem Grundgenotyp B an. Die Analyse der Haploid-Komplexe der Oenothera nutans-Sippen in der $F_1$ von Kreuzungen mit gleichen Partnerkomplexen ergab, daß bei vielen Sippen kaum ein Unterschied in der phänotypischen Wirkung ihres alpha- und beta-Komplexes besteht.

In Kreuzungen werden beide Komplexe gewöhnlich sowohl durch den Pollen wie auch durch die Embryosäcke vererbt.

Die Bildung homozygotischer Kombinationen unter den Nachkommen wird auf verschiedene Weise verhindert. Der weitaus größte Teil der untersuchten Sippen erwies sich als heterozygotisch für einen Si-Faktor. Deshalb können die alpha-Komplexe, die diesen Si-Faktor tragen, homozygotisch nicht realisiert werden. Bei 7 Sippen konnten in den alpha-Komplexen keine Si-Faktoren nachgewiesen werden, weil die Nachkommenschaft der Kreuzungen nur einförmig war. Hier könnte der alpha-Komplex bei einer möglichen Pollenschlauchkonkurrenz unterlegen sein

Die Entstehung von Homozygoten des beta-Komplexes wird weitgehend durch Embryosackkonkurrenz-Faktoren verhindert. Offensichtlich entstehen die homozygotischen beta·beta-Kombinationen bei der Befruchtung gelegentlich, aber durch sporophytische Letalfaktoren werden die Embryonen in ihrer Entwicklung gehemmt. Dadurch entstehen taube Samen. Meist liegt ihre Zahl deutlich unter 50 %.

Die Si-Faktoren und die sporophytischen Letalfaktoren sind sippenspezifisch. Dies folgt unter anderem daraus, daß bei Kreuzungen von Oenothera nutans-Sippen untereinander neben den zu erwartenden alpha·beta-Verbindungen oft auch alpha·alpha- bzw. beta·beta-Verbindungen entstehen.

Eine eingehende morphologische Merkmalsanalyse wurde an den Wildsippen und an Bastarden mit der homozygotischen Oenothera purpurata durchgeführt. Zur Auswertung dieser Analyse wurden Methoden der numerischen Taxonomie angewandt. Es ergaben sich innerhalb der Oenothera nutans-Sippen zwei morphologisch unterscheidbare Gruppen, von denen eine mehr südlich und die andere mehr nördlich verbreitet ist. Bezüglich Heterogamie ist die nördliche Gruppe weiter fortgeschritten als die südliche.

Die Ergebnisse lassen darauf schließen, daß sich Oenothera nutans-Sippen durch Anhäufung reziproker Translokationen aus ehemals homozygotischen Populationen entwickelt haben. Als Vorfahren kämen die Ahnen der heutigen Oenothera grandiflora in Frage.

Die Annahme von Cleland, daß Oenothera nutans durch Bastardierung zwischen verschiedenen Sippen von Oenothera biennis (Oe. biennis-1 $\times$ Oe. biennis-2) entstanden sei, läßt sich durch unsere Untersuchungen im allgemeinen nicht bestätigen. Es muß vielmehr angenommen werden, daß Oenothera nutans einer der beiden Eltern von Oenothera biennis gewesen ist.

6. Literatur

Alexander, M.P. (1969): Differential Staining of aborted and nonaborted pollen. Stain Technology. Vol. 44, No. 3, 117-122.

Bollinger, G., A. Herrmann und V. Moentmann (1983): BMDP Statistikprogramme für die Bio-, Human- und Sozialwissenschaften. Fischer Stuttgart.

Catcheside, D.G. (1931): Critical evidence of parasynapsis in Oenothera. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B. 109, 165-184.

Cleland, R.E. (1958): The evolution of the North American oenotheras of the "biennis" group. Planta 51, 378-398.

Cleland, R.E. (1972): Oenothera Cytogenetics and Evolution. Academic Press, London.

Cleland, R.E., L.B. Preer and l.H. Geckler (1950): The nature of relationships of taxonomic entities in the North American euoenothera. Indiana Univ. Publ. Sci. Ser. 16, 218-254.

Correns, C. (1917): Ein Fall experimenteller Verschiebung der Geschlechtsverhältnisse. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss. 685-717.

Correns, C. (1921): Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung der Geschlechtsverhältnisse. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss. 330-354.

Dietrich, W. (1978): The South American species of Oenothera Sect. Oenothera (Raimannia, Renneria; Onagraceae). Annals of the Missouri Bot. Garden 64, 425-626.

Dixon, W.J. (1981): BMDP-Statistical Software University of California Press, Berkley, Los Angeles, London.

Drillisch, M. (1975): Vergleichende Untersuchungen an "A-Genotypen" von Oenothera. Diss. Univ. Düsseldorf.

Ehrendorfer, F. (1983): Evolution und Systematik. In: Strasburger, E.: Lehrbuch der Botanik. Fischer Stuttgart.

Emerson, S.H. (1935): The genetic nature of DE VRIES's mutations in Oenothera Lamarckiana. Amer. Naturalist. 69, 545-559.

Emerson, S.H. (1936): A genetic und cytological analysis of Oenothera pratincola and one of its revolute-leaved mutations. Journ. of Genet. 32, 315-342.

Felsenstein, J. (1983): Numerical Taxonomy NATO Asi Series Vol. G. 1, Springer Heidelberg.

Goepel, G. (1970): Plastomabhängige Pollensterilität bei Oenothera. Theoret. and Appl. Genetics 40, 111-116.

Harte, C. (1948): Cytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden Oenothera-Bastarden. Zeitschr. Vererb. 82, 495-640.

Heribert-Nilsson, N. (1920): Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei Oenothera Lamarckiana. Hereditas 1, 41-67.

Heribert-Nilsson, N. (1923): Zertationsversuche mit Durchtrennung des Griffels bei Oenothera Lamarckiana. Hereditas 4, 177-190.

Hubac, J.M. (1983): Choice of Descriptors in Numerical Taxonomy for Static and Dynamic Shape Analysis and Recognition in Biology. in: Felsenstein, J. Numerical Taxonomy. NATO Asi Series. Vol. G. 1 Springer Heidelberg.

Jensen, R.J. (1983): A practical view of numerical taxonomy or should I be a pheneticist or a cladist? in: Felsenstein, J. Numerical Taxonomy. NATO Asi Series Vol. G. 1 Springer Heidelberg.

Khidir, W.H. and K. Wright (1982): Systematics of Gramineae: a Cluster Analysis Study. Taxon 31(1), 9-36.

Kraus, O. (1976): Phylogenetische Systematik und evolutionäre Klassifikation. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1976, 84-99.

Leuschner, D. (1974): Einführung in die numerische Taxonomie. Fischer Jena.

Muller, H.J. (1917): An Oenothera-like case in Drosophila Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 3, 619-626.

Munz, P.A. (1949): The Oenothera hookeri Group. Aliso 2, 1-47.

Munz, P.A. (1965): Onagraceae. North American Flora. Ser. II, pt. 5, 1-231. N.Y. Botanical Garden.

Noher de Halac, I. und C. Harte (1977): Different Pattern of Callose Wall Formation during Megasporogenesis in Two Species of Oenothera (Onagraceae). Plant Syst. Evol. 127, 23-38.

Oehlkers, F. (1937): Die zytologischen Grundlagen des genetischen "Crossing-overs". Ber. Dtsch. Bot. Ges. 55, 96-118.

Opitz, O. (1980): Numerische Taxonomie. Fischer Stuttgart.

Preer, L.B. (1950): A cytogenetic study of certain broad-leaved races of Oenothera. Indiana Univ. Publ. Sci. Ser. 16, 82-159.

Raven, P.H. (1964): The generic subdivision of Onagraceae, tribe Onagreae. Brittonia 16, 276-288.

Raven, P.H. (1979): A survey of reproductive biology in Onagraceae. New. Zealand J. Bot. 17, 575-593.

Raven, P.H., W. Dietrich und W. Stubbe (1979): An Ouline of the Systematics of Oenothera subsect. Euoenothera (Onagraceae). Syst. Bot. 4 (3), 242-252.

Renner, O. (1915): Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten. Flora 107, 115-150.

Renner, O. (1917a): Artbastarde und Bastardarten in der Gattung Oenothera. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 35, 21-26.

Renner, O. (1917b): Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungsl. 18, 121-294.

Renner, O. (1919a): Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung in Pollen von Oenotherabastarden. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 37, 129-135.

Renner, O. (1919b): Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Zeitschr. Bot. 11, 305-380.

Renner, O. (1921a): Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Z. f. Botanik 13, 609-621.

Renner, O. (1921b): Das Rotnervmerkmal der Oenotheren. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 39, 264-270.

Renner, O. (1940): Kurze Mitteilung über Oenothera IV. Über Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen. Flora 134, 145-158.

Renner, O. (1942a): Europäische Wildarten von Oenothera. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 60, 448-466.

Renner, O. (1942b): Über das Crossing-over bei Oenothera. Flora 136, 117-214.

Renner, O. (1943): Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen Oenotheren II. Die Translokationshomozygoten. Zeitschr. f. Bot. 39, 49-105.

Renner, O. (1946): Artbildung in der Gattung Oenothera. Naturwiss. 33, 211-218.

Rodkiewicz, B., Bednara und H. Pora (1971): Alternative Localization of the Active Megaspore in Tetrads in Oenothera muricata. Bulletin de l'Academie Polnaise des Sciences Serie de sciences biologiques Cl. II. Vol. XIX. 10, 691-694.

Schwemmle, J. (1953a): Selektive Befruchtung bei der Oenothera Berteriana. Biol. Zbl. 72, 129-146.

Schwemmle, J. (1953b): Selektive Befruchtung bei der Oenothera odorata. Biol. Zbl. 72, 405-424.

Small, E. (1978): A numerical taxonomic analysis of the Daucus carota complex. Can. J. Bot. 56, 248-276.

Sneath, P.H.A. und R.R. Sokal (1963): Principles of numerical taxonomy. Freeman and Company, San Francisco.

Sneath, P.H.A. und R.R. Sokal (1973): Numerical Taxonomy. Freeman and Company, San Francisco.

Steiner, E.E. (1952): Phylogenetic studies in Euoenothera Evolution 6, 69-80.

Steiner, E.E. (1964): Incompatibility studies in Oenothera: The distribution of Si alleles in biennis 1 populations. Evolution 18, 370-378.

Steiner, E.E. und W. Stubbe (1984): A Constribution to the Population Biology of Oenothera grandiflora L'Her. im Druck.

Stubbe, W. (1953): Genetische und zytologische Untersuchungen an verschiedenen Sippen von Oenothera suaveolens. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererb. 85, 180-209.

Stubbe, W. (1959): Genetische Analyse des Zusammenwirkens von Genom und Plastom bei Oenothera. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererb. 90, 288-298.

Stubbe, W. (1970): Das falcifolia-Syndrom der Oenotheren. Molec. Gen. Genet. 106, 213-227.

Stubbe, W. (1980): Über die Bedingungen der Komplexheterozygotie und über die Evolution komplexheterozygotischer Arten bei Oenothera. Ber. Dtsch. Bot. Ges. Bd. 93, 441-447.

Stubbe, W. und P.H. Raven (1979a): A Genetic Contribution to the Taxonomy of Oenothera Sect. Oenothera (Including Subsections Euoenothera, Emersonia, Raimannia and Munzia). Pl. Syst. Evol. 133, 39-59.

Stubbe, W. und P.H. Raven (1979b): Genetic Self-Incompatibility in Oenothera subsect Euoenothera. Science 204, 327.

Suiezko, R. und C. Harte (1984): Polarity and Competition between Megaspores in the Ovule of Oenothera Hybrids Pl. Syst. Evol. 144, 83-97.

Thorpe, R. (1976): Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. Biol. Rev. 51, 407-452.

Thorpe, R. (1979): Multivariate analysis of the population systematics of the ringed snake, Natrix natrix (L.). Proc. Roy. Soc. Edinburgh 78 B, 1-62.

Thorpe, R. (1980): A comparative study of ordination techniques in numerical taxonomy in relation to racial variation in the ringed snake. Natrix natrix (L.). Biol. J. Linn. Soc. 13, 7-40.

Titz, W. (1982): Über die Anwendbarkeit biomathematischer und biostatistischer Methoden in der Systematik (mit besonderer Berücksichtigung multivariater Verfahren). Ber. Dtsch. Bot. Ges. 95, 149-154.

Wasmund, O.W. (1980): Cytogenetische Untersuchungen zur Systematik einiger Sippe der Subsektion Euoenothera der Gattung Oenothera (Onagraceae). Staatsexamen, Univ. Düsseldorf.

Wishart, D. (1978): Clustan User Manual. Program Library Unit. Edinburgh University.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Stubbe möchte ich für die Überlassung des Themas und eines Arbeitsplatzes danken. Insbesondere danke ich ihm für sein stetes Interesse und die wohlwollende Unterstützung und Förderung, die er mir bei der Durchführung und Abfassung dieser Arbeit gewährte.

Herrn Prof. Dr. G. Michaelis danke ich für die Übernahme des Korreferats.

Den Herren Prof. Dr. E. Steiner (Michigan-University) und Dr. W. Dietrich danke ich für ihre anregenden Diskussionsbeiträge und Hinweise.

Lebenslauf

| | |
|---|---|
| Person | |
| Name: | Otto Werner Wasmund |
| geboren: | 10. Mai 1948 in Kiel |
| Eltern: | Hermann Wasmund, verstorben 1969 |
| | Elisabeth Wasmund, geb. Engemann |
| Staatsangehörigkeit: | deutsch |
| Konfession: | evangelisch |
| Stand: | verheiratet seit 1974 mit |
| | Annegret Wasmund, geb. Hake, |
| | ein Sohn 1981 |
| | |
| Schulbildung | |
| Volksschule: | 1954 - 1962 in Velmede |
| Berufsschule: | 1962 - 1965 in Meschede |
| Abendgymnasium: | 1970 - 1974 in Düsseldorf |
| | |
| Berufsbildung | 1962 - 1970 Ausbildung und |
| | Beamtung bei der Deutschen |
| | Bundesbahn |
| | 1970 - 1974 Reisebüroberater |
| | |
| Studium | |
| Studienort: | Universität Düsseldorf |
| Studienfächer: | WS 1974/75 Mathematik, Physik |
| | seit SS 1975 Biologie |
| Prüfungen: | 22. Mai 1981 Staatsexamen S II |
| | in Physik und Biologie |
| Seit 1980: | Bearbeitung des Dissertationsthemas |

Düsseldorf, den 4. Juli 1984